adansonia

15/4

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

et

JEAN-F. LEROY
Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 15

FASCICULE 4

1976

DATE DE PUBLICATION : 20 Avril 1976

LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
16, rue Buffon, 75005 Paris

Source : MNHN, Paris

COMITÉ DE RÉDACTION

A. Aubréville : Membre de l'Institut, Professeur Honoraire au Muséum national d'Histoire naturelle.
E. Boureau : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
F. Demaret : Directeur du Jardin Botanique national de Belgique.
P. Jaeger : Professeur à la Faculté de Pharmacie de Strasbourg.
J. Leandri : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
J.-F. Leroy : Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle.
R. Letouzey : Maître de Recherches au C.N.R.S.
J. Miège : Directeur des Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève.
R. Schnell : Professeur à la Faculté des Sciences de Paris.
M.-L. Tardieu-Blot : Directeur de Laboratoire à l'E.P.H.E.
J. Trochain : Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.
M. Van Campo : Directeur de Recherches au C.N.R.S.

Rédacteur en chef : A. Le Thomas.

Gérant-éditeur : J. Raynal.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits doivent être accompagnés de deux résumés, placés en tête d'article, l'un en français, l'autre de préférence en anglais; l'auteur ne doit y être y mentionné qu'à la troisième personne. Le texte doit être dactylographié sur une seule face, avec un double interligne et une marge suffisante, sans aucune indication typographique. L'index bibliographique doit être rédigé sur le modèle adopté par la revue.

Pour tous les articles de taxonomie il est recommandé aux auteurs de préparer leur index en indiquant les synonymes en *italiques*, les nouveautés en ***caractères gras*** et les noms d'auteurs des différents taxons.

Le format des planches doit être de 16 × 11 cm après réduction. Les figures dans le texte sont acceptées.

Les auteurs reçoivent gratuitement cinquante tirés à part; le supplément qu'ils doivent indiquer s'ils le désirent sera à leurs frais.

Toute correspondance ainsi que les abonnements et les manuscrits doivent être adressés à :

ADANSONIA
16, rue Buffon, 75005 Paris — Tél. : 331.30.35
Prix de l'abonnement 1976 : France et Outre-Mer : 130 F
Étranger : 140 F

C.C.P. : Association de Botanique Tropicale
La Source 33075.20 W

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

FRIEDMANN F. & CADET Th. — Observations sur l'hétérophyllie dans les îles Mascareignes 423

TOMA C. — Étude histo-anatomique des cotylédons de certaines Légumineuses (*Onobrychis* Adans., *Coronilla* L., *Trifolium* L.). 441

MORAT Ph. — Sur la présence à Madagascar d'un genre endémique d'Eriocaulacées : *Moldenkeanthus* 463

DAVIS T. A. & SUKHENDU S. G. — Morphology of *Adansonia digitata* L. 471

THOMASSON M. — Le fourré d'Orangéa (Nord-Ouest malgache). . . 481

JACQUES-FÉLIX H. — Localités et espèces nouvelles de Mélastomatacées du Cameroun et du Gabon 491

CREMERS G. — *Aloe* nouveaux du nord de Madagascar. 497

HALL J. B. — A new species of *Turræa* (*Meliaceæ*) from Ghana . . . 505

GUÉHO J. — Sur l'identité du *Phylica* (*Rhamnaceæ*) des îles Mascareignes 509

GUILLAUMET J.-L. & CORNET A. — Observations sur les variations morphologiques saisonnières de quelques Labiées malgaches. . 515

RAYNAL J. — Notes cypérologiques : 24. *Mapania paradoxa*, nouveauté de Guyane 531

— Notes cypérologiques : 25. Le genre *Schœnoplectus*. I. Sur quelques espèces sud-africaines 537

LE THOMAS A. & LUGARDON B. — De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées. 543

RAUH W. — A propos de la mort de Carl TROLL. 573

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que cette revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 423-440, 1976.

OBSERVATIONS SUR L'HÉTÉROPHYLLIE DANS LES ILES MASCAREIGNES

par F. FRIEDMANN & Th. CADET

RÉSUMÉ : Les auteurs présentent un type d'hètèrophyllie liée aux formes de jeunesse, les plantes juvéniles ayant des feuilles plus petites que les adultes. Après avoir étudié la répartition géographique, la distribution taxonomique et certains aspects de l'écologie des espèces hétérophylles, ils attribuent à la sécheresse du milieu le déterminisme global du phénomène. Ce type d'hètèrophyllie peut être considéré comme une forme biologique particulière adaptée à ce milieu.

SUMMARY : The heterophylly here dealt with is that of juvenile microphylly versus adult mesophylly. Account is given of the geographical and taxonomic distribution of heterophyll species. There is a significant relation between the occurence of heterophylly and the xeric condition of the environment. This type of heterophylly may be considered as a special life-form adapted to that environment.

*
* *

Un certain nombre d'espèces ligneuses des îles Mascareignes (La Réunion, Maurice et Rodrigues) présentent au cours de la croissance des variations remarquables de leur feuillage.

Les dimensions et la forme des feuilles dans les premières années suivant la germination sont très différentes de celles de l'adulte, à tel point que, sans des indications précises du collecteur, il est impossible, en herbier, de déterminer ce type de plantes juvéniles[1].

Non seulement les jeunes plants sont différents des adultes mais également les rejets de souche (arbre coupé par exemple) et les rejets qu'un individu adulte émet spontanément à sa base.

On trouve fréquemment sur une même plante la forme juvénile et la forme adulte. Ce fait est important par ses implications physiologiques et donne évidemment une preuve irréfutable de l'appartenance à une même espèce, de morphologies foliaires parfois étonnamment différentes.

Beaucoup d'arbres de la forêt tropicale (*Mimusops*, *Calophyllum*, etc.) présentent des formes de jeunesse à feuilles plus grandes que celles des adultes. Nous envisageons ici l'hétérophyllie inverse, celle où la surface du limbe juvénile est plus petite que celle de l'adulte.

1. CAVANILLES (1785) a créé plusieurs espèces affines de *Dombeya acutangula* sur des termes de passage entre la forme juvénile et la forme adulte de cette espèce.

Source : MNHN, Paris

La forme juvénile est « marquée » par la surface réduite des feuilles et le passage au stade adulte est visualisé par l'acquisition de feuilles normales.

La phase juvénile n'est pas éphémère mais dure plusieurs années après la germination. La durée de cette phase semble conditionnée par le milieu. Ainsi à Rodrigues (surtout à Plaine Corail), la phase juvénile microphylle[1] est indéfiniment prolongée. Des *Elæodendron*, *Diospyros*, *Scolopia*, y prennent la forme de buissons bas à souche épaisse et on peut estimer leur âge à plusieurs dizaines d'années. A La Réunion par contre, le passage à la forme adulte peut se produire après 5 ou 10 ans.

La forme microphylle ne fleurit jamais même lorsqu'elle devient très « âgée » comme à Rodrigues (sauf exception, voir ch. V, § 3).

A la microphyllie juvénile s'ajoute parfois une modification de la forme de la feuille dans le sens d'une plus grande complexité. Ainsi, la feuille juvénile est disséquée chez une espèce à feuilles adultes simples, ou bien, chez une espèce à feuilles composées, le nombre de folioles est beaucoup plus grand au stade juvénile qu'au stade adulte.

Sur une branche à feuillage adulte nous n'avons jamais observé de pousse juvénile (après une lésion par ex.). La forme juvénile ne subsiste ou réapparaît sur un individu adulte que dans la zone qui « a été juvénile » au cours du développement, c'est-à-dire à la base du tronc et jusqu'à une hauteur variable suivant les espèces. Une réversion de l'état adulte vers l'état juvénile semble donc impossible.

Ces quelques observations permettent de cerner le phénomène que nous allons tenter d'analyser.

Ce type d'hétérophyllie, moins fréquent, semble-t-il, que le type inverse (feuilles juvéniles plus grandes que les adultes) a été signalé en Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie et, par Balfour, à Rodrigues dès 1879. Vaughan & Wiehe (1939), dans leurs travaux sur la végétation de l'Ile Maurice, montrent, sur un petit nombre d'espèces, que ce phénomène est lié au milieu. A La Réunion, Rivals (1952) arrive à la même conclusion. Nous présentons ici un inventaire, mis à jour, des espèces hétérophylles des Mascareignes, une étude de leur répartition et de leur écologie, et une discussion sur la signification du phénomène.

I. — LES DIVERSES FORMES DE JEUNESSE MICROPHYLLES

Pour certaines espèces nous n'avons vu que des plantes juvéniles (marquées J dans les listes ci-dessous) d'une part et des plantes adultes à feuilles normales d'autre part. La détermination de ces jeunes a pu être faite grâce à la proximité des porte-graines adultes, en procédant par élimination.

Chez d'autres espèces (*Fernelia*, *Scolopia*, *Elæodendron*, etc.) la forme foliaire observée sur les jeunes plants se retrouve absolument identique

1. Microphylle par rapport à l'adulte et non en valeur absolue au sens de Raunkiaer.

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — 1, **Scolopia heterophylla**; 2, **Mathurina penduliflora**; 3, **Scyphochlamys revoluta**; 4, **Sideroxylon galeatus**.
(Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite).

Source : MNHN, Paris

sur les rejets spontanés ou provoqués (marqués R dans les listes ci-dessous). Cette identité de la forme modifiée du jeune plant et celle des rejets ayant été établie dans la majorité des cas, il est légitime de généraliser et d'admettre que l'hétérophyllie existe aussi chez les jeunes individus d'espèces où seuls les rejets ont été observés (*Gymnosporia*, *Olax*, *Scyphochlamys*, *Vitis*).

Chez un grand nombre d'espèces, les adultes présentent spontanément des rejets ou des vestiges de la phase juvénile à la base du tronc; chez d'autres, on n'en observe jamais, sauf si l'arbre a été coupé (*Mathurina*).

Nous distinguerons 3 sortes de feuilles juvéniles :

— les feuilles seulement miniaturisées par rapport à la feuille adulte mais de même forme générale;

— les feuilles linéarisées;

— les feuilles disséquées.

Les 3 catégories retenues (miniaturisation, linéarisation, dissection) ne sont pas absolument homogènes. Si, à la feuille adulte à nervation palmée correspond une feuille juvénile palmatiséquée, les feuilles miniaturisées, linéarisées ou pennatiséquées ont toutes une nervation du type penné.

Chez *Carissa* la réduction est accompagnée de spinescence sur les axes, chez *Scolopia* sur la marge des feuilles, etc.

On peut néanmoins admettre ces catégories comme une première approximation et dans un but de présentation.

Une telle classification des formes de jeunesse, suivant le type de modification, a déjà été tentée par Balfour (1879) pour les plantes de Rodrigues. Nous y ajouterons nos observations récentes dans cette même île confirmant celles de Balfour, ainsi que celles faites à Maurice et à La Réunion. Toutes les espèces citées ont été vues dans leur milieu naturel, sauf *Randia heterophylla*, de Rodrigues, qui n'a pas été retrouvée.

L'hétérophyllie n'avait pas encore été signalée chez une vingtaine des 48 espèces citées ici.

1. MINIATURISATION DES FEUILLES

Elle s'observe chez les espèces suivantes :

			Mau.	Réu.	Rod.
Carissa xylopicron Thouars	J	Apocynacées	»	»	»
Fernelia buxifolia Lam.	JR	Rubiacées	»	»	»
Erythroxylon hypericifolium Lam.	JR	Erythroxylacées	»	»	
Grangeria borbonica Lam.	J	Rosacées	»	»	
Ludia mauritiana J. F. Gmel.	JR	Flacourtiacées	»	»	
Psiadia dentata DC.	J	Composées	»	»	»
Scutia commersonnii Brongn.	JR	Rhamnacées	»	»	»
Securinega durissima J. F. Gmel.	JR	Euphorbiacées	»	»	»
Scolopia heterophylla (Lam.) Sleumer	JR	Flacourtiacées	»	»	»

Ce sont les cas les plus simples d'hétérophyllie puisque la feuille n'est pas modifiée dans son organisation mais sa croissance est seulement arrêtée très rapidement.

Source : MNHN, Paris

2. LINÉARISATION DES FEUILLES JUVÉNILES

Les feuilles juvéniles ont un limbe étroit et allongé, à bords presque parallèles, souvent plus long que les feuilles adultes. Ce type de modification est le plus fréquent.

			Mau.	Réu.	Rod.
Bremontiera ammoxylon DC.	J	Papilionacées		»	
Clerodendron heterophyllum R. Br.	JR	Verbénacées	»	»	
Diospyros diversifolia Hiern.	JR	Ebénacées			»
Dombeya aff. *ferruginea* Cav.	R	Sterculiacées			»
Elæodendron orientale Jacq.	JR	Célastracées	»	»	»
Eugenia cotinifolia Jacq.	JR	Myrtacées	»	»	»
Fœtidia mauritiana Lam.	J	Lécythidacées	»	»	»
Gastonia cutispongia Lam.	R	Araliacées	»	»	»
Gymnosporia trigyna Baker	R	Célastracées	»		
Mathurina penduliflora Balf. f.	R	Turnéracées			»
Maillardia borbonica Duchartre	J	Moracées		»	
Olax psittacorum (Lam.) Vahl	R	Olacacées	»	»	
Pleurostylia pachyphlœa Tul.	JR	Célastracées	»	»	»
Psiadia coronopus Benth. & Hook.	R	Composées			»
Pyrostria trilocularis Balf. f.	R	Rubiacées			»
Randia heterophylla Balf.f. (non vu)	?	»			»
Scyphochlamys revoluta Balf.f.	R	»			»
Secamone saligna Dcne	JR	Asclépiadacées	»	»	
Sideroxylon galeatus (Hill.) Baehn.	R	Sapotacées			»
Stillingia lineata (Lam.) Muell. Arg.	JR	Euphorbiacées	»	»	
Tanulepis sphenophylla Balf.f.	R	Asclépiadacées			»
Tylophora lævigata Dcne	JR	»	»	»	»
Terminalia Bentzoe (L.) L.f.	J	Combrétacées	»	»	
Vitis mappia (Lam.) Baker	R	Vitacées	»		

Chez *Bremontiera (Indigofera?)*, la feuille juvénile est constituée d'un limbe linéaire articulé sur une partie basale très réduite. Au cours de la croissance, on assiste à une réduction de la portion linéaire tandis que la base s'allonge et s'élargit pour constituer seule le limbe de la feuille adulte, l'appendice terminal disparaissant totalement (Pl. 3, *8*).

3. DISSECTION DES FEUILLES JUVÉNILES

Les feuilles juvéniles sont pennatiséquées ou palmatiséquées alors que les adultes sont entières ou simplement lobées. Chez les espèces à feuilles adultes composées, les feuilles juvéniles ont des folioles réduites mais en nombre beaucoup plus grand que les feuilles adultes ou bien les folioles sont elles-mêmes pennatiséquées *(Molinæa)*. Nous groupons dans cette catégorie toutes les espèces dont les feuilles juvéniles sont plus complexes que les feuilles adultes.

Source : MNHN, Paris

FEUILLES JUVÉNILES PENNÉES OU PENNATISÉQUÉES :

			MAU.	RÉU.	ROD
Acacia heterophylla (Lam.) Willd.	JR	Légumineuses		»	
Clerodendron laciniatum Balf.f.	R	Verbénacées			»
Doratoxylon apetalum (Poir.) Radlk.	JR	Sapindacées	»	»	»
Dombeya populnea (Cav.) Baker	JR	Sterculiacées	»	»	
Quivisia heterophylla Cav.	JR	Méliacées	»	»	»
Zanthoxylum heterophyllum (Lam.) Sm.	JR	Rutacées	»	»	
Zanthoxylum paniculatum Balf.f.	JR	»			»
Aphloia theæformis (Vahl) Bennett	J	Flacourtiacées	?	»	
Molinæa alternifolia Willd.	J	Sapindacées	?	»	

Les *Doratoxylon* et *Zanthoxylum* ont des feuilles juvéniles possédant 3 à 5 fois plus de folioles que les adultes. De plus les *Zanthoxylum* juvéniles sont épineux (rachis des feuilles et axes), alors que les adultes sont inermes.

FEUILLES JUVÉNILES PALMATISÉQUÉES :

			MAU.	RÉU.	ROD.
Dombeya acutangula Cav.	JR	Sterculiacées	»	»	»
Ficus morifolia Lam.	JR	Moracées		»	
Hibicus columnaris Cav.	R	Malvacées	»	»	
Hibicus liliiflorus Cav.	JR	» »		»	
Obetia ficifolia Gaud.	R	Urticacées		»	»
Ruizia variabilis Jacq.	R	Sterculiacées		»	

II. — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES ESPÈCES HÉTÉROPHYLLES

Presque toutes les espèces citées sont des plantes thermophiles ayant leur optimum de croissance au-dessous de 800 m d'altitude (sauf *Acacia*, 1 500-2 000 m).

Dans les deux grandes Mascareignes (Maurice et La Réunion), les espèces hétérophylles sont concentrées dans les régions occidentales plus sèches dites « Sous le Vent ». Plus rares sont celles qui se rencontrent aussi dans la zone « Au Vent », plus humide car soumise au choc direct des alizés d'Est Sud-Est. Ces espèces sont : *Grangeria borbonica*, *Maillardia borbonica*, *Aphloia theæformis*, *Molinæa alternifolia*, *Ficus morifolia*, *Acacia heterophylla*, *Doratoxylon apetalum*, *Hibiscus liliiflorus*.

A La Réunion, elles sont toutes (sauf les précédentes) inféodées au « secteur mégathermique sec » au sens de RIVALS (1952). Cet auteur a souligné l'abondance dans cette région des espèces présentant un dimorphisme foliaire : sur la soixantaine de plantes ligneuses que compte la végétation de ce « secteur », 22 espèces sont nettement hétérophylles, soit plus du tiers, dont 15 strictement limitées à cette basse région occidentale; 7 habitent aussi la région orientale humide mais y sont rares et dans des conditions édaphiques particulières.

De nos jours, on ne les rencontre plus que dans des vestiges de végétation naturelle plus ou moins dégradée, accrochés aux falaises abruptes

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — **1, Vitis mappia; 2, Doratoxylon apetalum; 3, Dombeya populnea; 4, Ruizia variabilis.**
(Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite).

Source : MNHN, Paris

qui encaissent les torrents de l'Ouest : versant droit de la Rivière de St-Denis, Ravine de la Grande Chaloupe, vallées de la Rivière des Galets, du Bras de Cilaos, et du Bras de la Plaine.

Un certain nombre d'espèces, à la faveur d'un relèvement des isothermes et d'une grande sécheresse édaphique, parviennent à s'installer dans les cirques de Cilaos et Mafate jusqu'à 1 000-1 100 m (*Elæodendron*, *Zanthoxylum*, *Dombeya acutangula*, *Pleurostylia*, *Bremontiera*).

Quelques espèces, parmi les endémiques les plus intéressantes, ne s'observent plus qu'à l'état d'individus isolés dans une végétation secondaire hostile et sont menacées d'extinction (*Bremontiera*, *Clerodendron heterophyllum*, *Ruizia variabilis*).

A l'île Maurice, les espèces hétérophylles sont essentiellement cantonnées, dans la région Sous le Vent, aux pentes des inselbergs : Junction Peak, Corps de Garde, Montagne du Rempart, Trois Mammelles, Morne Brabant, etc. Parmi elles, deux endémiques mauriciennes : *Gymnosporia trigyna* et *Vitia mappia*.

A l'île Rodrigues, la dissymétrie climatique entre les versants Ouest et Est étant peu sensible et l'altitude n'excédant pas 400 m, les espèces hétérophylles se rencontrent un peu partout dans l'île mais les cas les plus spectaculaires d'hétérophyllie (intensité du phénomène, densité d'individus et nombre d'espèces) peuvent être observés sur la Plaine Corail (Wiehe, 1949; Cadet, 1972), zone à substrat calcaire, à pluviométrie faible et fortement exposée à des vents quasi permanents.

Parmi les espèces endémiques de cette île et à hétérophyllie très marquée, citons : *Diospyros diversifolia*, *Mathurina penduliflora*, *Scyphochlamys revoluta*, *Clerodendron laciniatum*, *Sideroxylon galeatus*.

III. — ÉCOLOGIE DES ESPÈCES HÉTÉROPHYLLES

L'hétérophyllie se manifeste donc essentiellement dans les régions les plus sèches des Mascareignes.

Si l'on se réfère uniquement aux moyennes annuelles de pluviométrie, la sécheresse dans les 3 îles apparaît toute relative.

A Rodrigues, les précipitations annuelles les plus faibles sont rarement inférieures à 1 m et dans les régions les plus élevées, le total dépasse souvent 1 500 mm.

Les régions occidentales de l'île Maurice reçoivent entre 500 et 1 600 mm de pluie par an.

A La Réunion, le minimum de pluies est enregistré sur le littoral Ouest (600 mm à St-Gilles) et, à l'altitude où se rencontrent encore des espèces hétérophylles (700-800 m), la pluviométrie atteint déjà 1 500 mm.

Mais dans chacune des 3 îles, quelle que soit l'exposition et plus particulièrement dans les régions Sous le Vent, les hauteurs annuelles moyennes n'ont pas une grande signification du point de vue écologique.

En effet, ces pluies sont très inégalement réparties dans l'année et des pluviométries importantes peuvent être concentrées sur des périodes très

Source : MNHN, Paris

courtes, liées au passage sur les îles ou à leur voisinage de perturbations cycloniques. A Rodrigues, il peut tomber en un seul mois le 1/3 du total annuel. Dans l'ensemble des Mascareignes, les mois de saison chaude (décembre à avril) reçoivent entre les 2/3 (région au Vent) et les 4/5 (région Sous le Vent) des précipitations de l'année. A La Réunion, et dans la zone où croissent préférentiellement les espèces hétérophylles, il ne tombe qu'entre 100 et 300 mm au cours des 7 mois de saison fraîche. Comme les températures moyennes du mois le plus froid varient entre 15 et 20°, on conçoit que dans cette région, il règne chaque année plusieurs mois écologiquement secs malgré la quantité totale annuelle de pluies relativement importante.

Il faut ajouter que les pentes toujours fortes rendent le ruissellement important et qu'une bonne partie de l'eau s'infiltre profondément dans un substratum perméable en grand.

Autant qu'on puisse en juger d'aprés leur répartition actuelle, notamment à La Réunion, le caractère plus ou moins xérophile des espèces hétérophylles est souligné par le fait qu'elles se maintiennent uniquement sur des falaises abruptes et très ensoleillées, sur des crêtes exposées, donc dans des milieux presque constamment secs. Il est remarquable de constater que les quelques espèces xérophiles qui s'aventurent en zone humide (*Elædendron*, *Gastonia*, *Zanthoxylum*, *Scolopia*) ne prospèrent que sur des coulées de laves récentes encore intactes, très perméables. Malgré l'humidité du climat, il semble qu'elles puissent se développer grâce à la sécheresse relative du substrat. On ne trouve effectivement jamais de jeunes individus de ces espèces dans les forêts climaciques hygrophiles établies sur des sols évolués et pourtant situées dans le même contexte climatique.

Certaines espèces citées dans nos listes (*Aphloia*, *Doratoxylon* et *Molinæa*) ne manifestent pas d'hétérophyllie dans la forêt hygrophile. Mais lorsqu'elles se développent dans la zone plus sèche, elles présentent une forme juvénile microphylle. Ces 3 espèces ne sont donc hétérophylles que lorsque leur habitat devient plus sec et tend vers la limite inférieure de leurs besoins hydriques.

IV. — DISTRIBUTION TAXONOMIQUE DE L'HÉTÉROPHYLLIE

Dans les listes ci-dessus, on voit que l'hétérophyllie apparaît dans un large éventail de familles allant des Urticacées aux Composées. Toutes les espèces citées sont arborescentes ou arbustives, sauf les Asclépiadacées qui sont des lianes ligneuses.

Ce type d'hétérophyllie semble donc apparaître exclusivement chez des plantes ligneuses. Nous n'avons pas trouvé aux Mascareignes d'espèces herbacées hétérophylles. (BALFOUR a décrit une Composée herbacée, vivace, de Rodrigues (*Abrotanella rhynchocarpa*), qui serait hétérophylle. Les feuilles sont d'abord simples puis progressivement disséquées, donc une succession inverse des autres espèces. Cette plante n'a jamais été retrouvée depuis BALFOUR).

Source : MNHN, Paris

Les plantes hétérophylles sont également toutes sempervirentes. Certaines peuvent se défeuiller partiellement à un rythme bi- ou tri-sannuel.

L'absence d'hétérophyllie chez les Ptéridophytes et les Monocotylédones semble être liée au manque ou à la rareté d'espèces ligneuses dans ces groupes.

Les Sterculiacées et les Rubiacées ont chacune 4 espèces hétérophylles[1] mais il s'agit de familles ayant la plus grande richesse spécifique aux Mascareignes et ce sont presque exclusivement des plantes ligneuses.

La rareté des Légumineuses (une seule espèce) est en rapport avec le petit nombre d'espèces indigènes.

Certains taxons ne sont représentés dans les Mascareignes que par des espèces hétérophylles : *Mathurina* (Turnéracées), *Fœtidia* (Lécythidacées), *Clerodendron* (Verbénacées).

Un certain nombre de genres ont à la fois des espèces hétérophylles et d'autres qui ne le sont pas.

Dombeya : D. populnea et *D. acutangula*, hétérophylles; *D. pilosa*, *D. elegans*, *D. reclinata*, etc. sont des espèces à feuilles juvéniles souvent plus grandes que les adultes.

Sideroxylon : S. galeatus de Rodrigues, hétérophylle, alors que d'autres espèces comme *S. borbonicum* et *S. majus* ne le sont pas.

Erythroxylon : E. hypericifolium est hétérophylle (feuilles adultes nanophylles et feuilles juvéniles leptophylles dans la classification de RAUNKIAER et *E. laurifolium* a des feuilles toutes mésophylles.

Quivisia : Q. heterophylla... opposée à *Q. decandra.*

Diospyros : D. diversifolia est une espèce hétérophylle de Rodrigues tandis que *D. melanida*, de Maurice et de La Réunion, n'est pas hétérophylle.

On voit donc que la microphyllie juvénile se rencontre dans des familles très diverses et ne concerne que certaines espèces au sein d'un genre. Des espèces d'un même genre peuvent avoir des formes juvéniles de type différent : l'un des *Clerodendron* est linéarisé, l'autre est disséqué; de même pour *Dombeya* aff. *ferruginea* opposé à *D. populnea.*

L'hétérophyllie se manifeste de façon indépendante chez chacune de nos espèces. C'est un caractère de niveau spécifique donc d'acquisition relativement récente. Son existence chez un aussi grand nombre d'espèces très diverses ne peut s'expliquer par des affinités phylogéniques. On pourrait plutôt la considérer comme une manifestation de la spéciation.

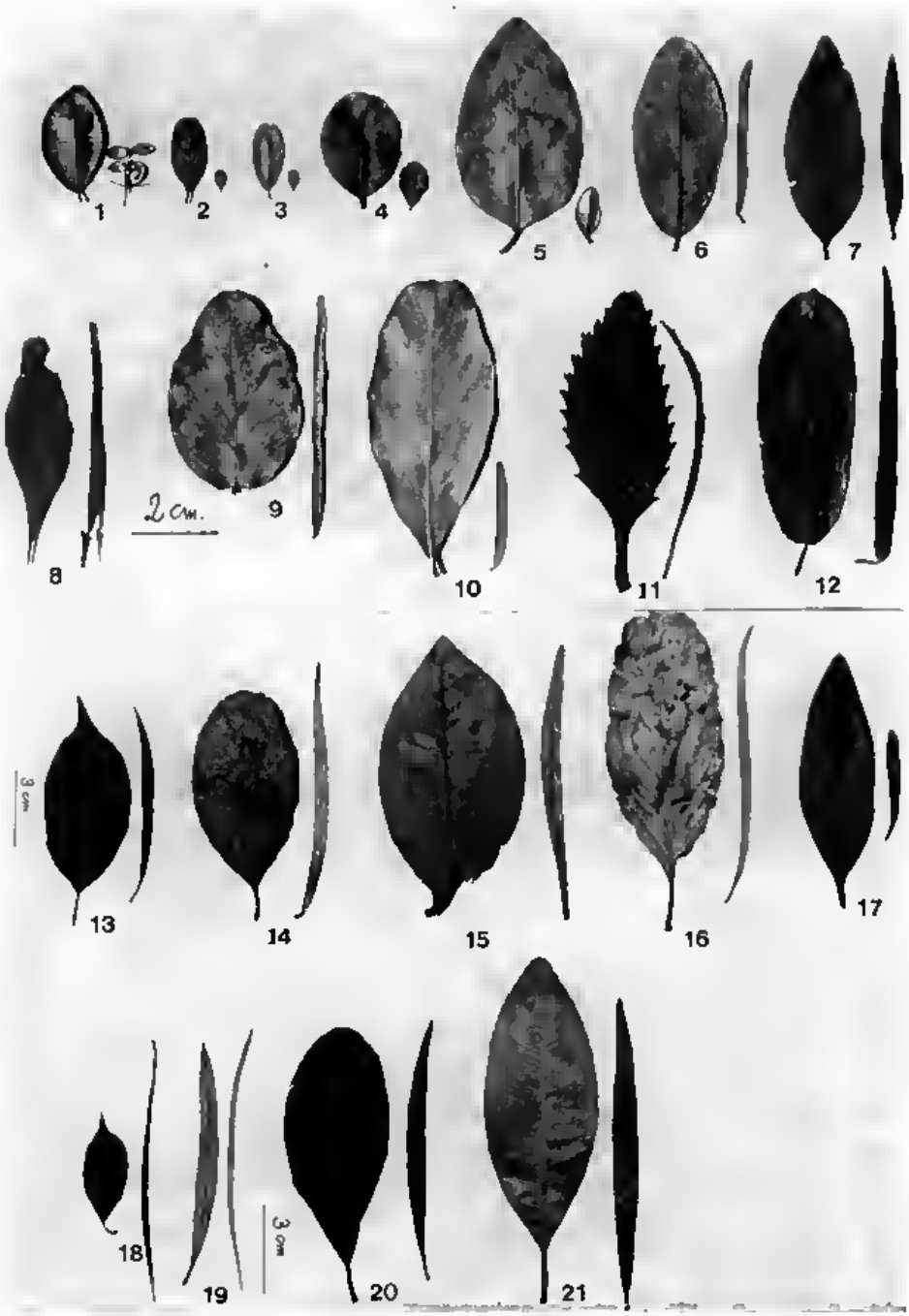
V. — SIGNIFICATION DE L'HÉTÉROPHYLLIE

1. RELATION AVEC LES BESOINS HYDRIQUES

Si nous comparons l'écologie des espèces hétérophylles et normales dans chacun des 5 genres précédents (*Dombeya*, etc.), la liaison entre hétérophyllie et xérophilie apparaît nettement. Dans chaque genre les

1. *Coffea vaughani* Leroy, endémique de Maurice, semble avoir aussi une forme juvénile ± linéarisée.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — 1, Carissa xylopicron; 2, Fernella buxifolia; 3, Erythroxylum hypericifolium; 4, Scutia commersonii; 5, Securinega durissima; 6, Diospyros diversifolia; 7, Olax psittacorum; 8, Bremontiera ammoxylon; 9, Eugenia cotinifolia; 10, Pleurostylia paehyphloea; 11, Psiadia coronopus; 12, Tylophora lævigata; 13, Clerodendron heterophyllum; 14, Elæodendron orientale; 15, Fœtidia mauritiana; 16, Gymnosporia trigyna; 17, Pyrostria trilocularis; 18, Tanulepis sphenophylla; 19, Secamone salicina; 20, Terminalia bentzoe; 21, Stillingia lineata. (Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite).

Source : MNHN, Paris

espèces hétérophylles sont limitées aux régions xérothermiques alors que les espèces normales croissent dans les forêts hygrophiles. La même liaison se retrouve chez *Aphloia*, *Doratoxylon* et *Molinæa* qui ne sont hétérophylles que dans les stations les plus sèches de leur aire. En fait, sur 48 espèces hétérophylles, 5 seulement sont franchement hygrophiles : *Grangeria borbonica*, *Maillardia borbonica*, *Ficus morifolia*, *Hibiscus liliiflorus* et *Acacia heterophylla*. Dans 90 % des cas la micropbyllie des stades juvéniles est donc bien liée à une xérophilie plus ou moins marquée.

Cette relation a déjà été soulignée par VAUGHAN & WIEHE (1939) en comparant les dimensions foliaires de quelques espèces de l'île Maurice vivant à la fois à basse et à haute altitude dans un climat plus humide. Pour ces auteurs, ce type d'hétérophyllie peut être considéré comme un caractère xéromorphique.

Quel que soit le type de modification (linéarisation, dissection, etc.) des feuilles juvéniles, le résultat pour toutes les espèces est une réduction de la surface foliaire chez les plantes juvéniles par rapport aux adultes. Les quelques données ci-dessous le montrent clairement :

ESPÈCES	SURFACE DE LA FEUILLE ADULTE (mm^2)	SURFACE DE LA FEUILLE JUVÉNILE (mm^2)	RAPPORT
Diospyros diversifolia	610	44	env. 14
Mathurina penduliflora.	1 850	200	env. 9
Scolopia heterophylla	1 700	40	env. 42
Securinega durissima.	700	20	env. 35
Ruizia variabilis.	3 000	600	env. 5

La modification juvénile pourrait donc être liée à l'économie de l'eau à ce stade du développement. Étant donné le biotope de ces espèces, l'alimentation des jeunes plants à enracinement superficiel est fréquemment déficiente alors que les adultes au système racinaire plus développé et plus profond se trouvent rarement en situation critique.

La réduction de la surface foliaire entraîne une diminution de la transpiration et favorise ainsi la survie des plantules, pendant la phase d'installation du système racinaire. La phase juvénile correspondrait donc à la période où le système racinaire est incapable d'assurer une alimentation en eau suffisante.

2. CARACTÈRE HÉRÉDITAIRE OU ACCOMODAT

Chez *Aphloia* et *Molinæa*, la modification n'a été observée qu'en zone sèche et seulement sur des plantules. Les rejets ont des feuilles de type adulte. Les plantules à feuilles disséquées de ces deux espèces ne seraient donc que les accomodats à la sécheresse.

Source : MNHN, Paris

Si au niveau de la plantule et des jeunes individus la microphyllie peut s'expliquer par un phénomène d'accomodat, il n'en va plus de même pour les rejets de souche qui eux aussi présentent la forme juvénile, chez toutes les autres espèces hétérophylles. Dans le cas d'un arbre coupé, les rejets sont typiquement juvéniles [1] bien que leur alimentation en eau soit surabondante.

Il faut alors admettre que la microphyllie juvénile est une différenciation endogène qui persiste durant toute la vie de la plante.

La morphologie juvénile manifeste la même indépendance envers le milieu au niveau des plantules : elles restent microphylles même lorsque l'alimentation est abondante. Nous avons vérifié ceci sur des jeunes *Dombeya populnea*, *Scolopia heterophylla*, *Zanthoxylum heterophyllum* et *Fœtidia mauritiana*, en culture. (Il en est certainement de même chez toutes les espèces ayant à la fois des plantules et des rejets de type juvénile).

L'hétérophyllie apparaît donc comme une constante taxonomique chez toutes ces espèces.

On peut penser que ce caractère a été sélectionné par le milieu en raison de sa valeur de survie pour la plante jeune et qu'il est maintenant fixé « génétiquement ». C'est un caractère héréditaire dont l'expression ne dépend plus du milieu : seule la durée de sa manifestation y est soumise. La phase juvénile peut être réduite à quelques années dans un milieu favorable à la croissance ou au contraire durer plusieurs dizaines d'années dans un biotope défavorable.

L'endémicité des espèces hétérophylles (toutes sauf *Aphloia theæformis*, *Doratoxylon apetalum* et *Ludia mauritiana* qui existent aussi à Madagascar [2] prouve que l'hétérophyllie est apparue sur place et s'est inscrite dans leur patrimoine héréditaire au cours de la spéciation sur ces îles.

La plupart des genres sont représentés hors des Mascareignes par des espèces non hétérophylles.

Pour expliquer l'origine du phénomène, il ne semble pas nécessaire d'invoquer un climat différent dans le passé, puisque l'hétérophyllie est reliée de façon significative au biotope actuel des zones les plus sèches des Mascareignes.

3. UN CAS DE NÉOTÉNIE?

Chez toutes les espèces, sauf une, *Carissa xylopicron*, la floraison n'a jamais lieu pendant la phase microphylle typique telle qu'on l'observe dans les premières années suivant la germination. Dans les conditions extrêmes de la Plaine Corail à Rodrigues, on peut estimer l'âge de certains individus morphologiquement juvéniles à plus de 50 ans. Nous ne les avons jamais trouvés en fleurs ou en fruits.

1. Vérifié sur *Mathurina penduliflora*, les 2 espèces de *Clerodendron*, et *Vitis mappia* (qui est une espèce arborescente du type « arbre-bouteille »).

2. *Aphloia* et *Ludia* n'y sont pas hétérophylles; CAPURON signale un cas d'hétérophyllie chez *Doratoxylon*: forme de jeunesse à folioles disséquées; quelques plantules de ce type ont également été trouvées aux Mascareignes.

Source : MNHN, Paris

Un seul individu de *Carissa*, typiquement juvénile, a été trouvé en boutons floraux. Un tel cas de néoténie semble très rare, même chez cette espèce, où il n'a été observé qu'une fois.

En général, la floraison ne se produit que sur les rameaux portant des feuilles proches des dimensions normales telles qu'on les trouve dans les stations plus favorables à la végétation.

La durée de la phase microphylle est alors réduite à quelques années. La transition vers la phase adulte n'est pas brutale, mais se réalise par toute une série de formes intermédiaires.

A quel moment se produit l'induction florale? Nous avons observé qu'elle peut se produire sur les formes de transition les plus proches de la forme adulte définitive. Chez *Dombeya acutangula*, quatre espèces ont été décrites à partir de ces différentes formes. Nous n'en retenons plus qu'une, basée sur la forme définitive. *Scolopia heterophylla* montre aussi des variations de ce type. En zone sèche, les individus fertiles ont des feuilles d'assez grande taille, de forme presque circulaire (Pl. 1, *1*). En zone humide, par contre, les arbres de 10-15 m fleurissant et fructifiant normalement ont des feuilles qui restent intermédiaires entre la forme microphylle et la forme adulte circulaire. Tout ce passe comme si cette espèce n'atteint pas son stade de complet développement morphologique en milieu humide alors qu'elle l'atteint en zone sèche. Des graines prélevées dans les deux milieux donnent des plantules identiques, microphylles. On peut considérer ces cas comme une tendance vers la néoténie.

4. CAS DES ESPÈCES A TENDANCE HYGROPHILE

Les observations précédentes sont valables pour la majorité des espèces, celles qui sont xérophiles et dont l'hétérophyllie est un caractère fixé.

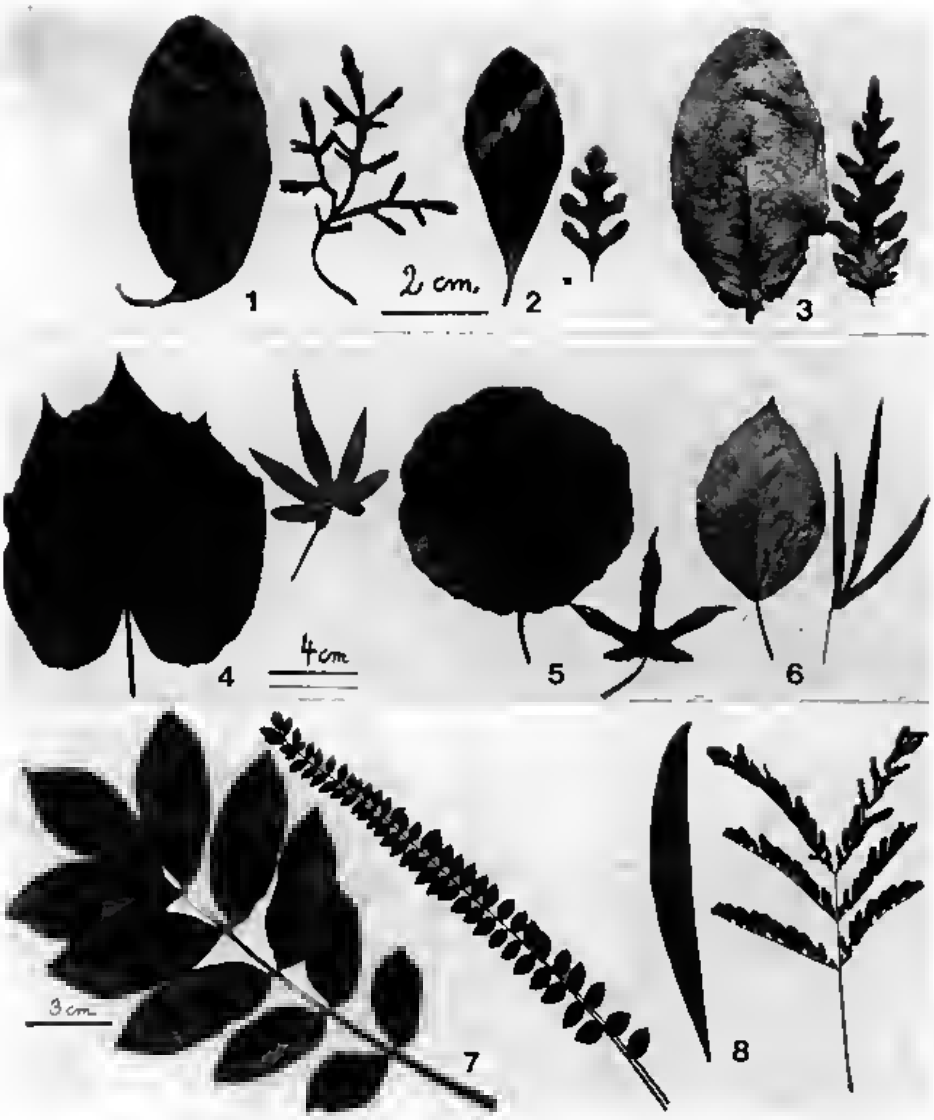
Nous avons déjà parlé des espèces qui ne sont hétérophylles que dans les stations où un déficit hydrique commence à se manifester : *Aphloia*. *Molinæa*. Ces plantes n'étant pas hétérophylles dans un biotope humide, on peut se demander si la sélection de ce caractère n'est pas en cours dans leurs stations limites. Si la microphyllie des plantules n'est réellement qu'un accomodat à ces biotopes particuliers, les graines de ces espèces, semées en milieu humide, ne devraient donner que des plantules normales, c'est-à-dire développant très rapidement la forme foliaire adulte.

De telles vérifications expérimentales sont encore nécessaires avant de conclure au sujet de ces plantes.

Le comportement de *Doratoxylon* est très voisin, mais contrairement aux deux espèces précédentes, ses rejets sont également microphylles. Il ne peut s'agir ici d'accomodats. Chez cette espèce, la différenciation entre plantes de zone humide et de zone sèche est donc plus poussée. Il n'y a pas, cependant, dans la morphologie florale, de différences permettant de distinguer des taxons dans cet ensemble.

Que dire des espèces hétérophylles de forêt humide? L'hétérophyllie du Tamarin des Hauts (*Acacia heterophylla*) est bien connue. La phyllo-

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **1, Clerodendron laciniatum; 2, Quivisia heterophylla; 3, Aphloia theiformis; 4, Dombeya acutangula; 5, Hibiscus columnaris; 6, Hibiscus liliiflorus; 7, Zanthoxylum heterophyllum; 8. Acacia heterophylla.** (Chaque espèce est représentée par un rameau adulte à gauche et juvénile à droite.)

dinisation précoce, qui se retrouve chez tout un groupe d'espèces australiennes, est interprétée comme une adaptation à la sécheresse. C'est une constante phylogénique et les feuilles de jeunesse bipennées sont le « souvenir » d'un caractère ancestral (VASSAL, 1972). Grâce à la plasticité que manifeste le groupe des *Acacia* à phyllodes, l'espèce de La Réunion croît en milieu humide à moyenne altitude en conservant le caractère acquis au cours de l'évolution.

Source : MNHN, Paris

Chez cette espèce l'hétérophyllie est donc de nature totalement différente de celle des autres espèces, puisque c'est la phase adulte qui est ici modifiée et la feuille juvénile bipennée qui est « normale ». Il n'y a qu'une ressemblance superficielle avec d'autres espèces hétérophylles ayant des feuilles juvéniles complexes et adultes simples.

Il ne reste donc que *Grangeria borbonica, Maillardia borbonica, Ficus morifolia* et *Hibiscus lilliiflorus*. La modification des feuilles juvéniles est-elle bien une xéromorphose et non pas une ressemblance superficielle avec les autres espèces hétérophylles?

Si ces espèces sont devenues hétérophylles dans un milieu plus xérique on comprend qu'elles puissent conserver ce caractère dans leur biotope actuel. La nature xéromorphe de la microphyllie juvénile est masquée, dans ce biotope où elle a perdu sa valeur adaptative. Il faudrait alors supposer des variations climatiques dans le passé. Nous n'avons pas d'explication satisfaisante à proposer pour ces espèces.

VI. — LA MICROPHYLLIE JUVÉNILE HORS DES MASCAREIGNES

Si l'hypothèse de la sélection par le milieu est exacte, on doit retrouver le phénomène dans d'autres régions à caractères climatiques semblables.

Dans le pays le plus proche, Madagascar, ce type d'hétérophyllie a été peu signalé (*Stereospermum variabile, Doratoxylon apetalum, Terminalia sp.*). Ceci est peut-être dû en grande partie à la complexité de la flore, moins bien explorée dans le détail que celle relativement pauvre des Mascareignes. Dans les provinces occidentales, à climat se rapprochant le plus de celui des Mascareignes, il est probable que le phénomène est plus fréquent qu'il ne paraît. Il serait à rechercher d'abord chez les espèces qui sont encore sempervirentes sous ce climat.

L'hétérophyllie est également signalée en Nouvelle-Zélande dont le climat est cependant bien différent de celui de notre archipel. Elle se superpose, pour un certain nombre d'espèces, à une modification très caractéristique du port des jeunes désigné sous le nom de « buisson divariqué » (Cockayne, 1911, cité par Philipson, 1963). Une microphyllie juvénile du type de celle des Mascareignes ne se manifeste que chez un petit nombre d'espèces, et l'hétérophyllie de certaines d'entre elles est encore compliquée de tropophilie. Les auteurs qui se sont intéressés à ce problème ont des opinions assez divergentes sur la signification des formes juvéniles. Cockayne suggère que « le dimorphisme rappelle une période ancienne où les espèces étaient soumises à des conditions écologiques différentes (sécheresse plus grande) des conditions actuelles » (ce qui pourrait correspondre aux espèces hétérophylles-hygrophiles des Mascareignes). Aucune liaison avec l'un ou l'autre des facteurs du climat n'apparaît évidente à Went (1971) qui pense qu'il ne peut s'agir d'une adaptation au milieu.

Wardle (1963) admet cependant que le phénomène est une réponse à des conditions actuelles d'un environnement plutôt sec. Mais il semble

Source : MNHN, Paris

que la liaison avec les conditions de milieu apparaisse moins nettement que dans les Mascareignes.

En Nouvelle-Calédonie (VIROT, 1956), le phénomène est également signalé. Là, le climat est plus proche de celui des Mascareignes. Il est donc probable que les cas de microphyllie juvénile soient du même type que les nôtres.

En résumé, les observations se rapportant à l'hétérophyllie faites dans d'autres territoires phytogéographiques sont encore trop fragmentaires pour qu'on puisse affirmer qu'il s'agit d'un phénomène identique à la microphyllie juvénile qui se manifeste dans les Mascareignes.

CONCLUSION

Dans cette étude de l'hétérophyllie au sens restreint où nous l'entendons, nous n'avons abordé que l'aspect biogéographique du phénomène et l'aspect physiologique accessible à l'observation directe (présence de rejets microphylles et modalités de réapparition du stade juvénile).

L'étude du mécanisme de cette métamorphose n'est évidemment possible que par des interventions expérimentales, greffes, transplantations, comme celles réalisées par divers auteurs sur d'autres espèces (DOORENBOS, 1954, sur le lierre, en particulier).

De même, le mode de transmission de l'hétérophyllie, caractère héréditaire, n'est pas élucidé. A quel niveau se situe ce caractère parmi l'ensemble des facteurs héréditaires? Peut-on penser que le milieu a sélectionné chez toutes ces espèces les mutations favorables? L'hypothèse d'un déterminisme purement génique de l'hétérophyllie se heurte à la faible probabilité de telles mutations parallèles dans une quarantaine d'espèces appartenant à des groupes taxonomiques très divers (WENT, 1971). Il faudrait donc envisager un mécanisme héréditaire non chromosomique.

L'analyse biogéographique permet en tout cas d'attribuer au milieu le déterminisme d'ensemble du phénomène. La majorité des espèces hétérophylles sont inféodées à un milieu où leur forme juvénile microphylle a une valeur adaptative certaine.

Dans les îles Mascareignes, l'hétérophyllie apparaît comme une forme biologique particulière, adaptée au climat des régions Sous-le-Vent.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G. — Flora of Mauritius and the Seychelles, Reeve and Co, London (1877).

BALFOUR, I. B. — Botany of Rodriguez, Phil. Transact. Royal Soc. Lond. **168** (extra vol.) : 302-419 (1879).

CADET, Th. — La végétation des régions calcaires de l'île Rodrigue, Cahiers Centre Univers. Réunion **2** : 1-7 (1972).

COCKAYNE, L. — The vegetation of New-Zealand, ed. 3, Engelmann Ed. (1958).

DOORENBOS, J. — « Rejuvenation » of *Hedera helix* in graft combinations, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. ser. C, **57** : 99-102 (1954).

JACOB DE CORDEMOY, E. — Flore de l'Ile de la Réunion, Klinksieck, Paris (1895).

Source : MNHN, Paris

PHILIPSON, W. R. — Habit in relation to age in New-Zealand trees, J. Indian Bot. Soc. **42** A : 167-179 (1963).

RAUNKIAER, C. — The life forms of plants and statistical plant geography, Oxford, Clarendon Press, 632 p. (1934).

RIVALS, P. — Études sur la végétation naturelle de l'île de la Réunion, Toulouse, 214 p. (1952).

SCHNELL, R. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux, 2 vol., Gauthier-Villars, Paris (1971).

VASSAL, J. — Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*, Trav. Lab. For. Toulouse **1** (8) : 1-125 (1972).

VAUGHAN, R. E. & WIEHE, P. O. — Studies on the vegetation of Mauritius.
I. — A preliminary survey of the plant communities, J. Ecol. **25** (2) : 289-343 (1937).
II. — The effect of environment on certain features of leaf structure, J. Ecol. **27** (2) : 263-281 (1939).

VIROT, R. — La végétation canaque, Mém. Mus. Hist. Nat., ser. B, **7** (1956).

WARDLE, P. — Evolution and distribution of the New-Zealand flora as affected by quaternary climates, N. Zeal. J. Bot. **1** (1) : 3-17 (1963).

WENT, F. W. — Parallel evolution, Taxon **20** : 197-226 (1971).

WIEHE, P. O. — The vegetation of Rodriguez Island, The Mauritius Bull. **2** (5) : 279-304 (1949).

F.F. — Mission O.R.S.T.O.M., C/o D.D.A.,
97489 ST-DENIS - LA RÉUNION.
T.C. — Centre Universitaire,
B.P. 5, STE-CLOTILDE - LA RÉUNION.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 441-461, 1976.

ÉTUDE HISTO-ANATOMIQUE DES COTYLÉDONS DE CERTAINES LÉGUMINEUSES (*ONOBRYCHIS* ADANS., *CORONILLA* L., *TRIFOLIUM* L.)

par C. TOMA

RÉSUMÉ : L'auteur analyse la structure des cotylédons chez 34 espèces de Légumineuses (appartenant à 3 genres : *Onobrychis* Adans., *Coronilla* L., *Trifolium* L.), avant et après la germination de la semence, jusqu'à leur verdissement et enfin leur chute. Parmi les caractères étudiés l'auteur mentionne nettement la structure de l'épiderme vu de face (qui diffère d'après dimensions, forme, contour des parois latérales, etc.; toutes les espèces étudiées ont des cotylédons amphistomatiques) et la structure du mésophylle (on fait les constatations suivantes : chez la semence en état de repos le mésophylle apparaît plus ou moins homogène, souvent d'aspect palissadique; pendant la sortie du cotylédon à la lumière, le mésophylle manifeste une tendance à la différenciation en tissu palissadique et tissu lacuneux). Chez certaines espèces des genres *Onobrychis* et *Coronilla* le mésophylle est de type plus ou moins inégal-équifacial, tandis que toutes les espèces de *Trifolium* ont un mésophylle de type dorsiventral.

***

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Dans notre étude sur la morphologie des plantules des genres *Onobrychis*, *Coronilla* et *Trifolium* (**16**) nous avons mis en évidence certaines différences visibles et constantes dans la structure des cotylédons, concernant la forme générale du limbe, ses dimensions et celles du pétiole (cf. Tableau), le type de nervation, etc.

Dans cet article nous continuons cette analyse structurale en insistant sur les caractères de l'épiderme. La mise en évidence des particularités histo-anatomiques des cotylédons au niveau spécifique, peut apporter des critères diagnostiques et écologiques intéressants. L'étude anatomique des cotylédons présente également un intérêt dans l'explication de leur histogenèse; se développant non pas sur le cône végétatif, comme les feuilles, mais dans le proembryon, les cotylédons ont une structure anatomique spéciale, en particulier au niveau de l'épiderme.

Sur la morphologie des cotylédons de différentes plantes, il existe une riche littérature. Dans certains ouvrages les cotylédons sont étudiés

Source : MNHN, Paris

surtout en liaison avec les problèmes de systématique, phylogénie et embryologie; dans d'autres, du point de vue de leur fonction, de la biologie de leur développement et de la germination. Dans la première catégorie mentionnons les travaux de VASILITCHENKO (**22**), SEREBRIAKOW (**13**), COMPTON (**2**), ZACHAREVITCH (**23**), AUER (**1**), CSAPODY (**3**), etc.

Les données d'ordre anatomiques sur les cotylédons se trouvent tant dans des ouvrages assez anciens (**4, 5, 7, 9, 11**), ou plus récents (**1, 14, 23**).

Celles qui concernent la structure des cotylédons des *Leguminosæ* sont encore peu nombreuses (**5, 7, 9, 11, 14, 15**) et restreintes à quelques espèces : *Arachis*, *Lupinus*, *Phaseolus*, *Pisum*, *Trigonella*, etc. Les études sur l'épiderme cotylédonaire sont relativement peu nombreuses (**1, 15, 23**) et concernent, le plus souvent, d'autres familles. Dans les ouvrages à caractère monographique (**6, 8, 12**) la structure du cotylédon est généralement étudiée dans la semence, sans poursuivre l'évolution jusqu'à la chute du cotylédon. Il résulte, de cette revue bibliographique, qu'il n'existe jusqu'à présent aucun travail sur l'anatomie comparée des cotylédons des trois genres que nous avons étudiés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

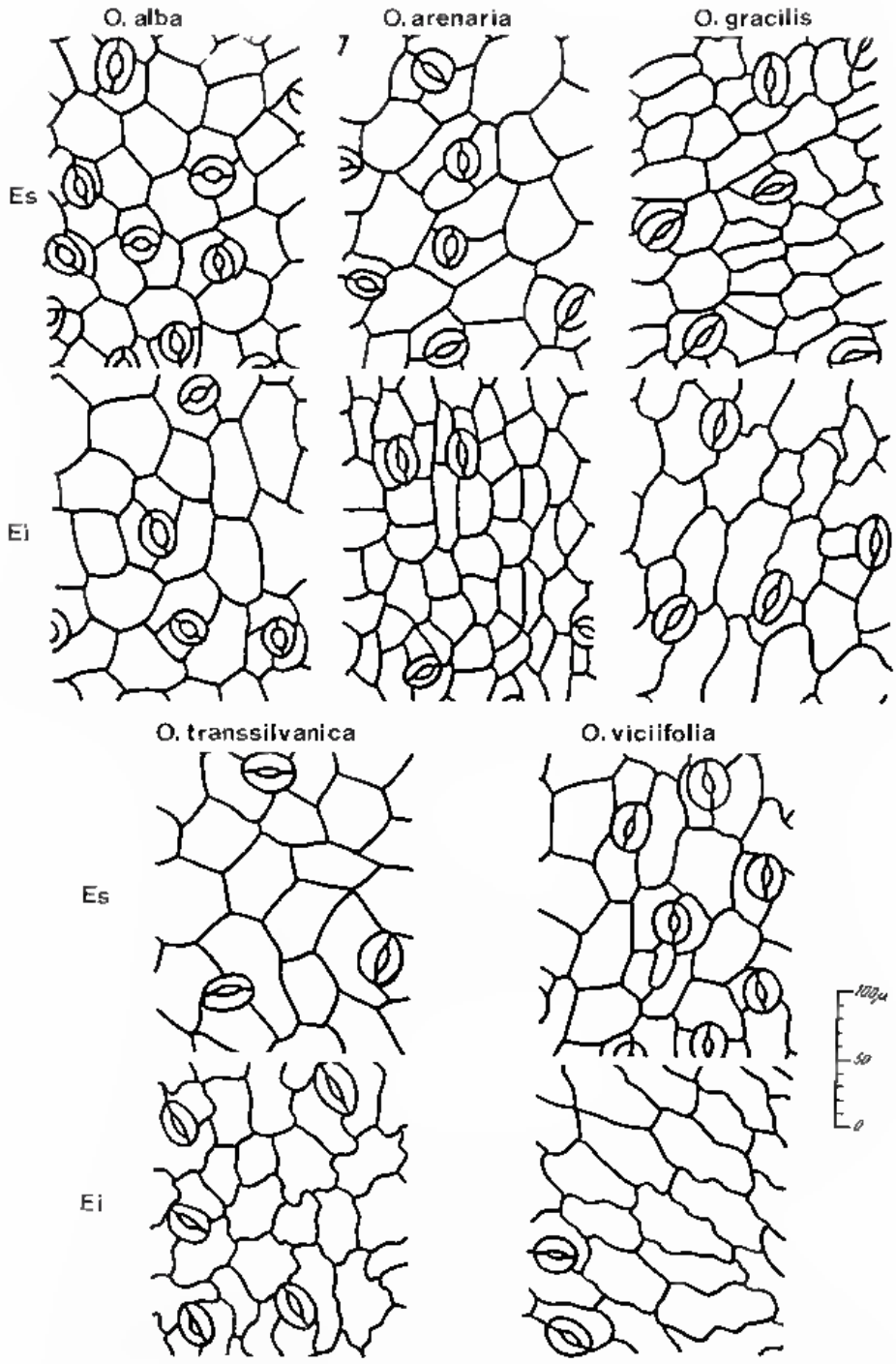
Nous avons analysé les cotylédons tant avant la germination de la semence qu'après, jusqu'à leur verdissement et ensuite à leur chute. Le matériel, provenant de 34 espèces (cf. Tableau), a été fixé et conservé dans l'alcool à 70°. Les coupes ont été effectuées sur les semences en état de repos (épaisseur, 7 μ) et sur des cotylédons fixés (épaisseur, 5-10 μ), provenant de plantules à différentes étapes de l'organogenèse. Les coupes (obtenues à l'aide du microtome Minot, à paraffine) proviennent de la portion médiane du limbe cotylédonaire. L'épiderme, qui se détache très difficilement des cotylédons, a été décrit d'après la méthode utilisée pour la description de l'épiderme foliaire (**19**). Les dessins (groupés en 11 planches) ont été exécutés au microscope L-Zeiss, à l'aide du miroir de projection (Projektionszeichenspiegel-VEB C. Zeiss, Jena); les dimensions des cotylédons et le nombre des éléments épidermiques ramené à l'unité de surface, sont rassemblés dans le tableau ci-après.

RÉSULTATS DES RECHERCHES

L'histoire du développement du cotylédon peut être divisée (**5**) en trois étapes : le développement jusqu'à la maturité, l'état de maturité ou la vie latente (état de repos), le développement depuis le moment où la semence entre en germination jusqu'à la chute du cotylédon.

Dans une étude anatomique, la fin de la germination (qui, d'après tous les auteurs (**5**), est le moment où ses substances de réserve sont épuisées et pendant lequel l'embryon vit du produit de son activité assimilatrice) ne doit pas signifier la fin de la recherche (comme il arrive souvent),

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Épiderme des cotylédons vu de face chez différentes espèces d'**Onobrychis** : *Es*, épiderme supérieur; *Ei*, épiderme inférieur.

Source : MNHN, Paris

mais celle-ci doit être poursuivie jusqu'à la fin de l'existence du cotylédon. Dans ce travail, nous ne nous occupons pas de l'analyse des premiers âges de l'embryon (les premiéres divisions cellulaires qui ont pris place dans le sac embryonnaire), parce qu'ils ont été étudiés chez de nombreuses plantes, et qu'en règle générale, dans le cadre d'une même famille, les processus se déroulent d'une maniére semblable. Nous ne traiterons pas non plus du développement du contenu cellulaire, parce qu'une telle étude a été déjà faite chez les Légumineuses même (**5**, **7**, **14**).

Chez les semences en état de repos, l'épiderme des cotylédons représente un tissu qui rappelle un méristème constitué par de petites cellules polygonales, isodiamétriques. Le contour des parois latérales (en plan) est le même (droit) sur les deux faces du cotylédon. La sinuosité du contour des cellules (vues de face), si fréquente chez celles de l'épiderme inférieur de certaines espèces et qui apparaîtra à l'époque de la germination, est absente dans ce stade. Dans quelques portions de l'épiderme s'esquissent les futurs complexes stomatiques. A ce stade (donc lorsque la semence se trouve en état de repos) les différences de configuration des cellules de l'épiderme des cotylédons de différentes espèces sont très petites ou même n'existent pas. On peut observer seulement une différence insignifiante dans les dimensions des cellules des deux épidermes.

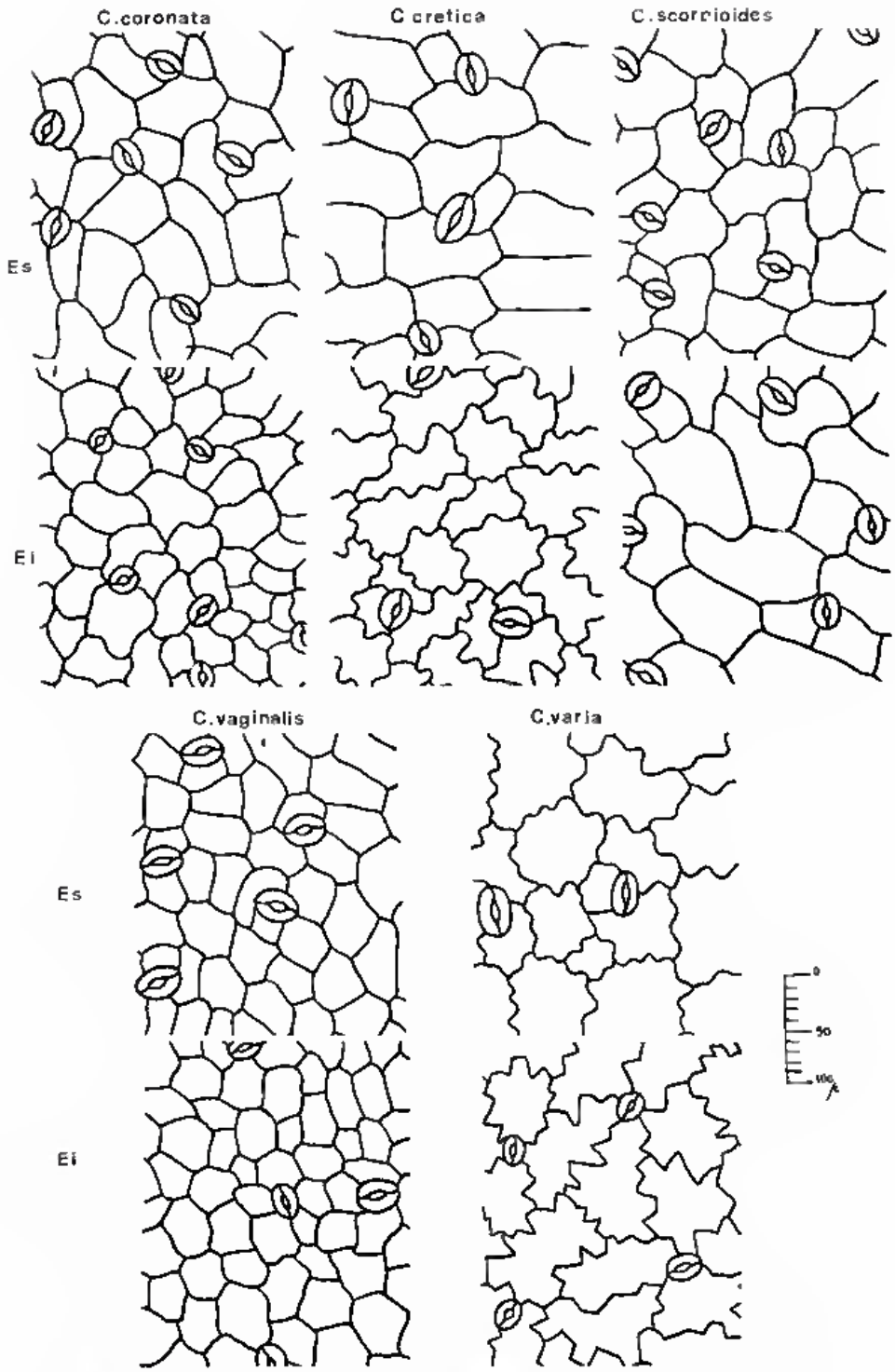
Pendant la germination des semences, dans l'épiderme des cotylédons commence la division cellulaire et apparaissent les stomates (dans des cellules qui se comportent encore, dans les semences en état de repos, comme des cellules-méres des stomates). Les divisions cellulaires dans l'épiderme des cotylédons et la croissance des cellules se poursuivent jusqu'à la sortie des cotylédons à la surface du sol; en même temps, les fonctions des cotylédons sont : la photosynthése et l'échange des gaz. Alors commence une puissante croissance de la surface du cotylédon, ce qui active aussi, à son tour, le développement de l'épiderme.

Nous ne nous référons ensuite qu'à l'image de l'épiderme des cotylédons issus à la surface du sol, donc après la germination.

1. ÉPIDERME VU DE FACE

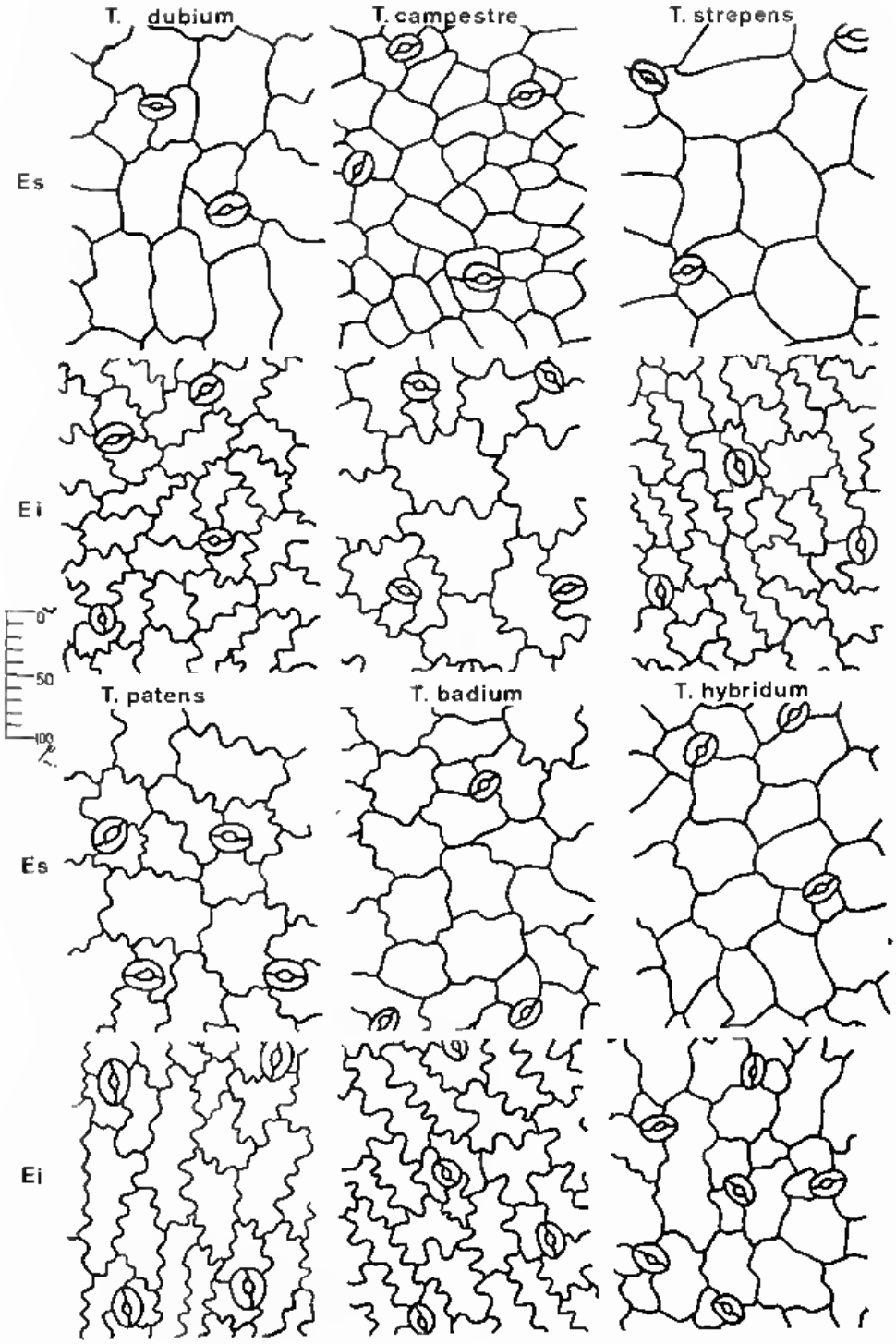
Onobrychis Adans. (**Pl.** 1, Tableau) : Les cellules de l'épiderme (± semblables à celles de la feuille (**17**, **18**) ont un contour polygonal sur les deux faces du cotylédon, les parois latérales modérément sinueuses ne se rencontrant que chez quelques espèces (*O. gracilis*, *O. transsilvanica*, *O. viciifolia*) et seulement sur la face inférieure. Les dimensions des cellules ne diffèrent pas sensiblement sur les deux faces du limbe cotylédonaire, étant toutefois plus petites chez certaines espéces (*O. arenaria* — la face inférieure, *O. gracilis* — la face supérieure). Les cotylédons sont amphistomatiques, la densité des stomates par unité de surface (cf. Tableau) variant chez les espèces étudiées : la plus grande densité se rencontre chez *O. alba*, la moindre chez *O. viciifolia*. En ce qui concerne le nombre d'éléments

Source : MNHN, Paris



Fl. 2. — Épiderme des cotylédons vu de face chez différentes espèces de **Coronilla** : *Es*, épiderme supérieur; *Ei*, épiderme inférieur.

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — Épiderme des cotylédons vu de face chez différentes espèces de **Trifolium** : *Es*, épiderme supérieur; *Ei*, épiderme inférieur.

Source : MNHN, Paris

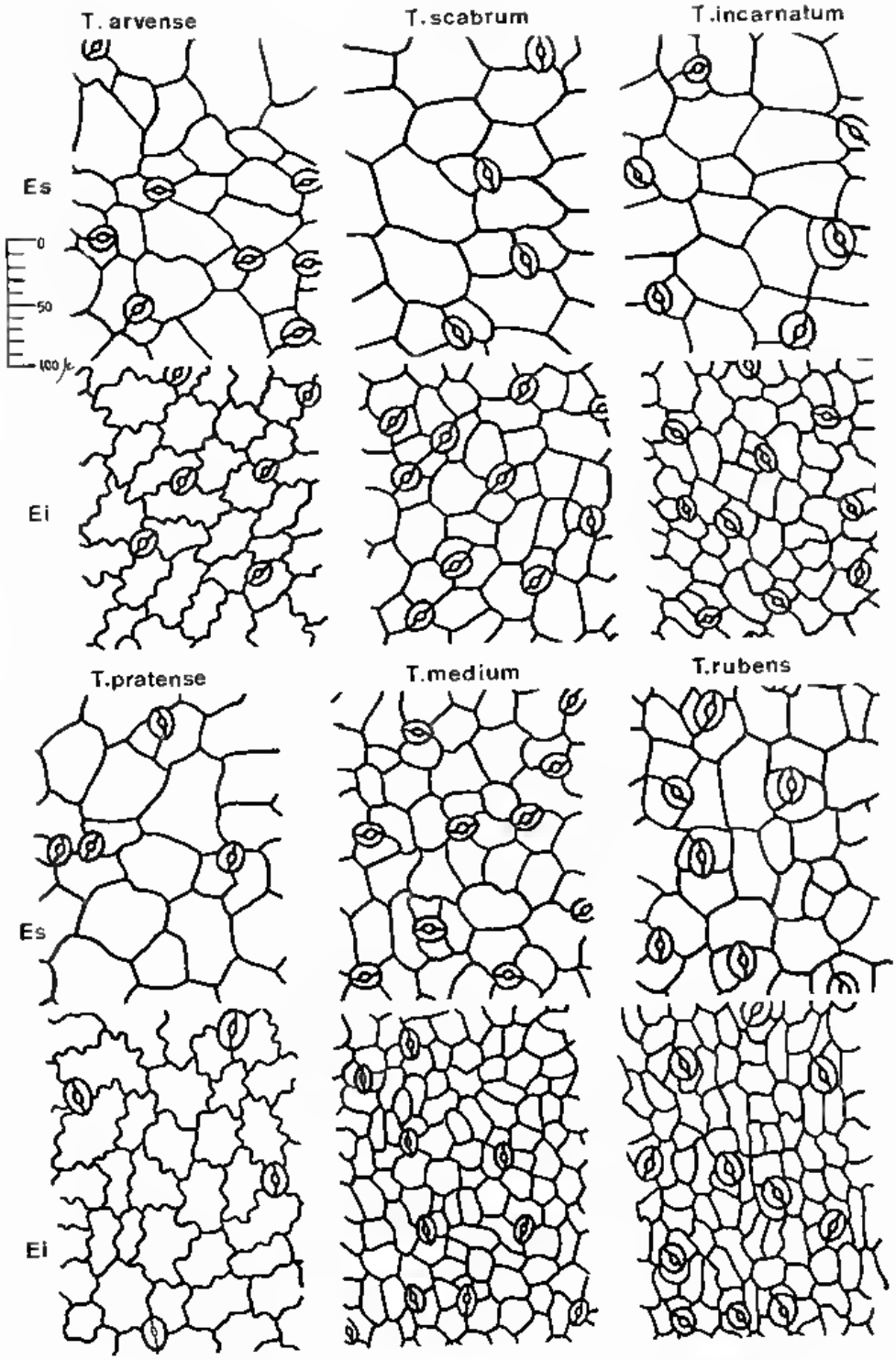
épidermiques par unité de surface (cf. Tableau), on constate que, en règle générale, l'épiderme inférieur a moins de cellules épidermiques et de stomates, seul *O. transsilvanica* faisant exception. Dans le même tableau on observe que le nombre de cellules par unité de surface est plus grand chez les espèces à grands cotylédons (*O. gracilis*, *O. arenaria*) et inversement.

Coronilla L. (Pl. 2, Tableau) : Comme chez les espèces du genre analysé plus haut, chez *Coronilla* les cotylédons ont des cellules épidermiques à contour polygonal (± semblables à celles de la feuille (**18**, **21**), à parois latérales ± droites (planes); seulement chez *C. cretica* (dans l'épiderme inférieur) et *C. varia* (dans les 2 épidermes) les cellules ont les parois latérales sinueuses, l'amplitude des ondulations étant très grande chez la dernière espèce, où les parois latérales sont même pliées en zig-zag. Quant aux dimensions des cellules, on voit qu'il n'y a pas de variations très grandes; à la face supérieure des cotylédons, seul *C. vaginalis* se distingue par des cellules visiblement plus petites que chez les autres espèces; sur la face inférieure les cellules sont, en règle générale, quelque peu plus petites que sur la face opposée; à cela fait exception *C. scorpioides* qui a de très grandes cellules. Les cotylédons sont amphistomatiques, la densité des stomates par unité de surface étant moindre chez *C. cretica* et *C. varia*. En ce qui concerne le nombre de cellules épidermiques par unité de surface (cf. Tableau), la situation est inverse en comparaison de celle qui est décrite pour le genre *Onobrychis*: en règle générale, l'épiderme inférieur a des cellules nombreuses et plus petites, *C. scorpioides* faisant exception; chez *C. varia* (comme chez *Onobrychis viciifolia*), dans les deux épidermes les cellules ont ± les mêmes dimensions. En rapportant le nombre de cellules épidermiques par unité de surface aux dimensions des cotylédons, nous observons que si chez *C. scorpioides* les cotylédons sont de beaucoup plus longs et larges que chez les autres espèces, le nombre de cellules est pourtant ± semblable à celui des autres espèces, mais leurs dimensions sont très grandes (Pl. 2); *C. scorpioides* est, d'ailleurs, l'espèce qui a des cellules un peu plus nombreuses sur la face supérieure des cotylédons.

Trifolium L. (Pl. 3 - 6, Tableau) : A l'exception de *T. dubium*, *T. patens*, *T. repens* et ± *T. resupinatum*, *T. campestre*, les cotylédons des espèces analysées ont l'épiderme supérieur formé par des cellules polygonales, à parois latérales droites (planes) ou très faiblement courbées. Au contraire, l'épiderme inférieur, chez la majorité des espèces étudiées, est constitué par des cellules à parois latérales sinueuses-ondulées, les ondulations étant d'une amplitude plus (*T. dubium*, *T. campestre*, *T. patens*, *T. repens*, *T. badium*, *T. hybridum*) ou moins (*T. strepens*, *T. pratense*, *T. pallescens*, *T. resupinatum*, *T. neglectum*, *T. striatum*, *T. alpestre*, *T. angustifolium*, *T. arvense*) grande, comme dans le cas de la feuille (**18**, **19**).

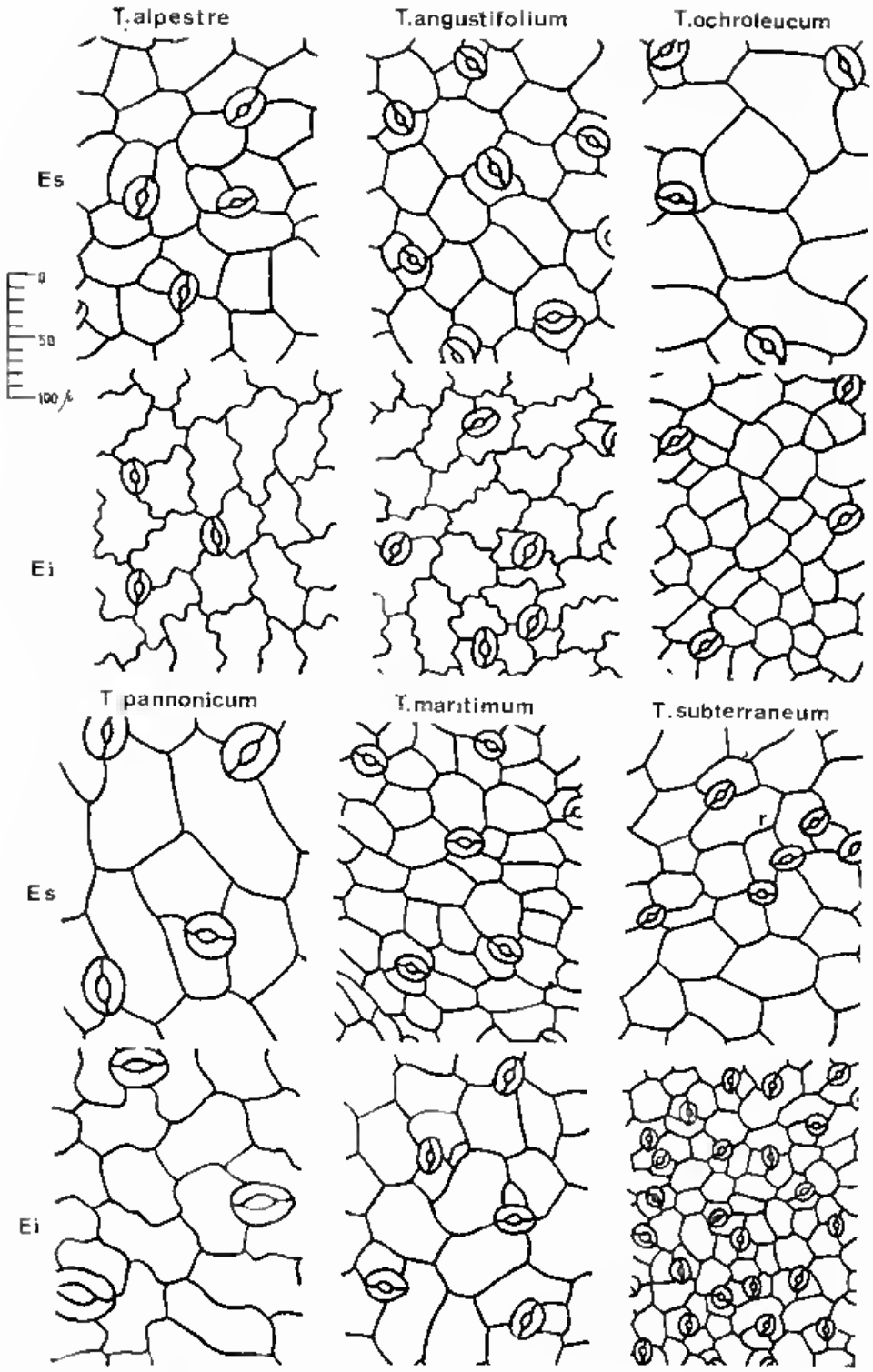
Dans toutes les espèces de *Trifolium* étudiées ici, les cotylédons sont amphistomatiques, le nombre de stomates étant, en général, plus grand dans l'épiderme inférieur. La densité maximale de stomates se rencontre chez *T. subterraneum* (en particulier dans l'épiderme inférieur). En ce

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — Épiderme des cotylédons vu de face chez différentes espèces de **Trifolium** : *Es*, épiderme supérieur ; *Ei*, épiderme inférieur.

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — Épiderme des cotylédons vu de face chez différentes espèces de **Trifolium** : *Es*, épiderme supérieur ; *Ei*, épiderme inférieur.

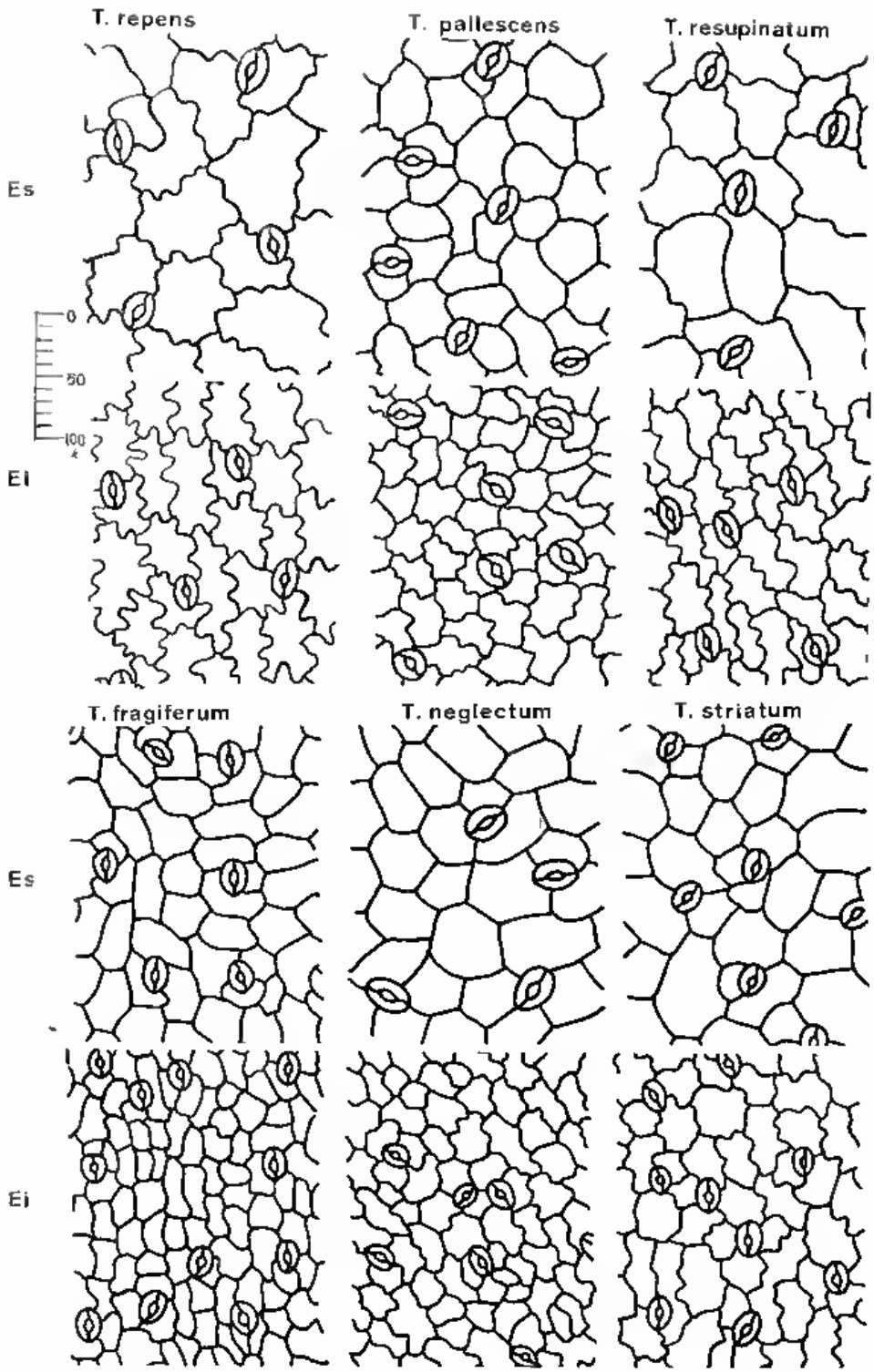
Source : MNHN, Paris

DIMENSIONS DES COTYLÉDONS ET NOMBRE D'ÉLÉMENTS ÉPIDERMIQUES

Espèces	Dimensions des cotylédons (en mm)			Nombre d'éléments épidermiques [1]			
	Limbe		Pétiole	Épiderme supérieur		Épiderme inférieur	
	Longueur	Largeur	Longueur	Cellul. épidermiques	Stomates	Cellul. épidermiques	Stomates
1. *Onobrychis alba* (W. et K.) Desv.	7,50	5,00	—	89	20	76	16
2. *O. arenaria* (Kit.) DC.	9,00	6,25	—	107	11	61	8
3. *O. gracilis* Bess.	10,00	5,50	1,00	102	12	57	5
4. *O. transsilvanica* Simk.	7,25	4,25	—	59	7	77	12
5. *O. vicifolia* Scop.	8,75	5,25	—	54	11	52	3
6. *Coronilla coronata* L.	14,00	6,00	4,00	36	6	68	9
7. *C. cretica* L.	14,00	4,00	1,00	24	4	35	3
8. *C. scorpioides* (L.) Koch	23,50	5,25	1,00	37	8	25	6
9. *C. vaginalis* Lam.	11,00	5,00	1,00	60	7	85	4
10. *C. varia* L.	16,00	8,00	1,00	25	3	25	4
11. *Trifolium alpestre* L.	3,50	2,00	2,00	52	10	57	10
12. *T. angustifolium* L.	5,00	1,75	1,75	62	4	81	15
13. *T. arvense* L.	3,00	1,25	1,25	63	13	88	15
14. *T. badium* Schreb.	4,25	2,00	2,00	115	9	40	6
15. *T. campestre* Schreb.	3,75	1,50	1,50	68	12	57	11
16. *T. dubium* Sibth.	4,00	1,75	1,75	40	8	68	10
17. *T. fragiferum* L.	4,75	2,50	2,50	86	13	194	17
18. *T. hybridum* L.	3,50	2,50	2,50	31	6	79	5
19. *T. incarnatum* L.	8,00	4,50	4,50	59	12	156	22
20. *T. maritimum* Huds.	5,00	1,00	1,00	106	13	50	9
21. *T. medium* L.	2,00	1,00	1,00	91	16	238	27
22. *T. neglectum* C.A.M.	4,00	2,50	2,50	59	8	187	16
23. *T. ochroleucum* Huds.	6,00	2,00	2,00	29	5	187	6
24. *T. pallescens* Schreb.	3,25	2,00	2,00	75	11	131	12
25. *T. pannonicum* Jacq.	6,50	1,75	1,75	20	5	44	6
26. *T. patens* Schreb.	6,00	3,00	3,00	38	5	66	8
27. *T. pratense* L.	5,50	7,00	7,00	48	7	76	6
28. *T. repens* L.	4,25	2,00	2,00	29	6	55	8
29. *T. resupinatum* L.	4,75	3,00	3,00	30	8	93	13
30. *T. rubens* L.	4,50	3,00	3,00	85	15	203	20
31. *T. scabrum* L.	3,25	1,00	1,00	50	9	92	15
32. *T. strepens* Cr.	3,25	0,50	0,50	52	8	50	8
33. *T. striatum* L.	4,75	1,00	1,00	40	9	93	18
34. *T. subterraneum* L.	8,75	9,25	9,25	59	10	193	58

1. Par unité de surface : champ microscopique (au microscope L-Zeiss) : oc. 10 × ob. 40, c'est-à-dire S = 0,0941 mm².

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — Épiderme des cotylédons vu de face chez différentes espèces de **Trifolium** : *Es*, épiderme supérieur; *Ei*, épiderme inférieur.

Source : MNHN, Paris

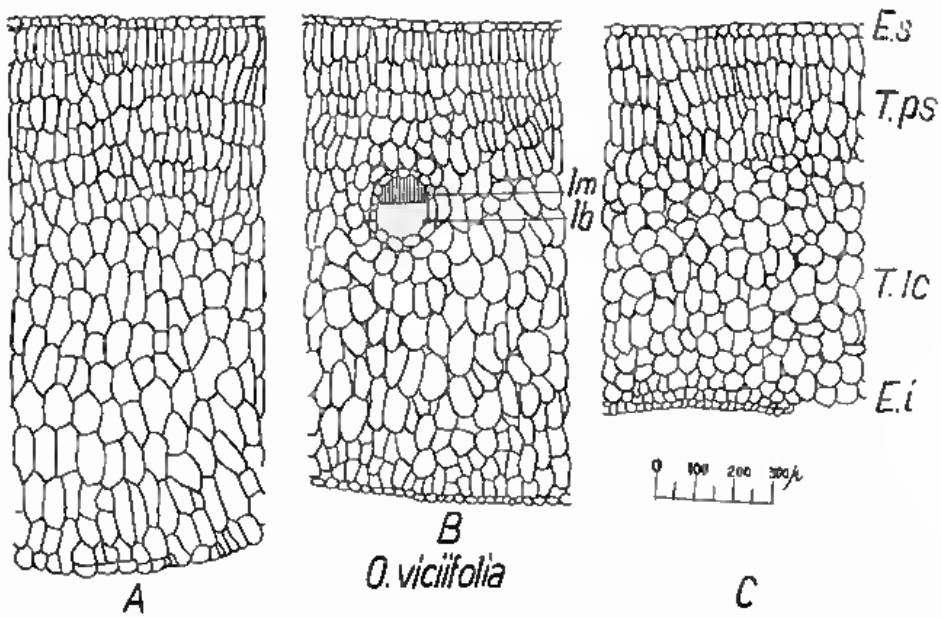
qui concerne le nombre et les dimensions des éléments épidermiques (cf. Tableau), nous relevons les faits suivants : chez *T. alpestre*, *T. strepens* et ± *T. campestre* les cellules épidermiques sont, en dimensions et nombre, semblables dans les deux épidermes. Parmi les 24 espèces que nous avons analysées, seuls *T. badium*, *T. maritimum* (moins chez *T. campestre* et *T. strepens*) ont des cellules plus nombreuses et plus petites sur la face supérieure des cotylédons; dans toutes les autres espèces, il y a davantage de cellules à la face inférieure des cotylédons et, corrélativement, plus de petites cellules par unité de surface (en particulier chez *T. neglectum*, *T. ochroleucum*, *T. resupinatum*, *T. rubens*, *T. subterraneum* et, moins, chez *T. medium*). Le nombre de stomates est, en général, toujours plus grand sur la face inférieure des cotylédons (en particulier chez *T. angustifolium*, *T. incarnatum*, *T. medium*, *T. neglectum*). Un cas particulier est celui de *T. subterraneum*, chez lequel le nombre de stomates de l'épiderme inférieur est presque 6 fois plus grand que celui de l'épiderme opposé; le même cas — mais concernant cette fois le nombre de cellules épidermiques par unité de surface — s'observe aussi chez *T. ochroleucum*, fait qui distingue nettement cette espèce de *T. pannonicum*, avec laquelle, du point de vue morphologique, elle présente beaucoup de ressemblances. De ce point de vue, nous ne trouvons presque aucune différence entre *T. campestre* et *T. strepens*, espèces qui, elles aussi, se distinguent difficilement d'après les caractères morphologiques externes. Parmi les espèces que nous avons étudiées, *T. rubens* et en particulier *T. medium* ont le plus grand nombre de cellules épidermiques par unité de surface, en considérant ensemble les deux épidermes; chez la dernière espèce les cellules se caractérisent par leurs très petites dimensions.

2. COUPE TRANSVERSALE DU COTYLÉDON

Onobrychis Adans. (Pl. 7, 8) : Aussi longtemps qu'il se trouve dans la semence (Pl. 7, *A* ; 8, *B*) le mésophylle du cotylédon apparaît ± homogène, à cellules polygonales riches en petits granules d'amidon, faiblement allongés perpendiculairement aux deux épidermes, en particulier au supérieur, où les cellules forment un tissu palissadique typique. A ce stade, il n'y a pas d'espaces aérifères entre les cellules.

A la sortie du cotylédon à la lumière (Pl. 8, *B*) le mésophylle manifeste une tendance de différenciation en tissu palissadique et tissu lacuneux, des espaces aérifères étant visibles parmi les cellules du dernier. A mesure que les substances nutritives des cellules se consomment (pour les nécessités de la croissance de la plantule), l'épaisseur du cotylédon se réduit elle-même graduellement. Dans le cotylédon déjà foliacé, vert, assimilateur (Pl. 7, *C*) l'épaisseur du mésophylle est visiblement réduite en comparaison de celle du cotylédon compris dans la semence; la structure du cotylédon, à ce stade de développement, ressemble beaucoup à celle de la feuille (**17**); les deux tissus, palissadique et lacuneux, s'y distinguent nettement, le dernier occupant environ deux tiers de l'épaisseur du mésophylle;

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — Coupes transversales du cotylédon d'**Onobrychis viciifolia** : **A**, semence en état de repos; **B**, sorti à la lumière; **C**, vert (avant sa chute). — *E. s*, épiderme supérieur; *T. ps*, tissus palissadique; *T. lc*, tissu lacuneux; *lm*, bois; *lb*, liben; *E. i*, épiderme inférieur.

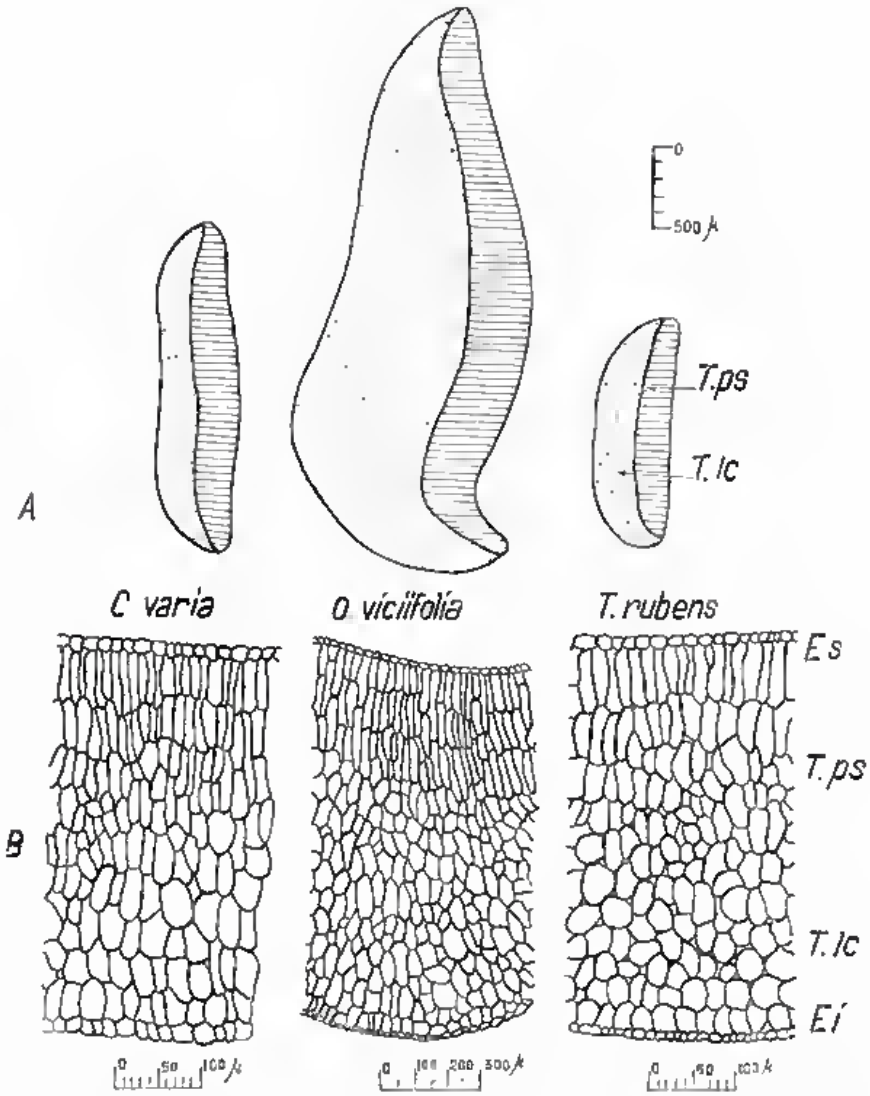
entre les cellules des deux tissus se trouvent de grands espaces aérifères.

Le tissu palissadique est formé par 3-4 couches de hautes cellules, perpendiculaires à l'épiderme supérieur, riches en chloroplastes. Le tissu lacuneux est représenté par 10-15 couches de cellules ± isodiamétriques, arrondies, plus pauvres en chloroplastes et ayant des espaces aérifères plus grands. Les nervures (avec des faisceaux vasculaires) ne font jamais saillie au-dessus du niveau de l'épiderme; la nervure médiane est un peu plus grande, tandis que de chaque côté se trouvent 4-8 nervures plus petites, disposées symétriquement, la forme générale de la coupe transversale du cotylédon étant, elle, asymétrique (**Pl. 8**, *A*). La nervure médiane est la seule où le bois possède plusieurs vaisseaux, tandis que dans les petites, ceux-ci sont rares ou font défaut, les faisceaux étant réduits souvent seulement aux éléments du liber.

Les espèces d'*Onobrychis* étudiées diffèrent entre elles par les dimensions des cellules épidermiques, la fréquence des stomates dans les deux épidermes, le nombre des couches de cellules dans les deux catégories de tissus composant le mésophylle et les dimensions des cellules respectives — donc par l'épaisseur générale des cotylédons, le nombre et l'épaisseur des nervures, la forme générale de la coupe transversale du cotylédon, etc. Cette constatation est mise aussi en relation avec les dimensions des cotylédons (Tableau), qui chez *O. gracilis* sont visiblement plus grandes que chez les autres espèces que nous avons analysées.

Coronilla L. (Pl. 8, 9) : Le cotylédon de la semence (avant la déchirure du tégument) est formé (Pl. 8, *B*) de cellules polygonales, sans espaces

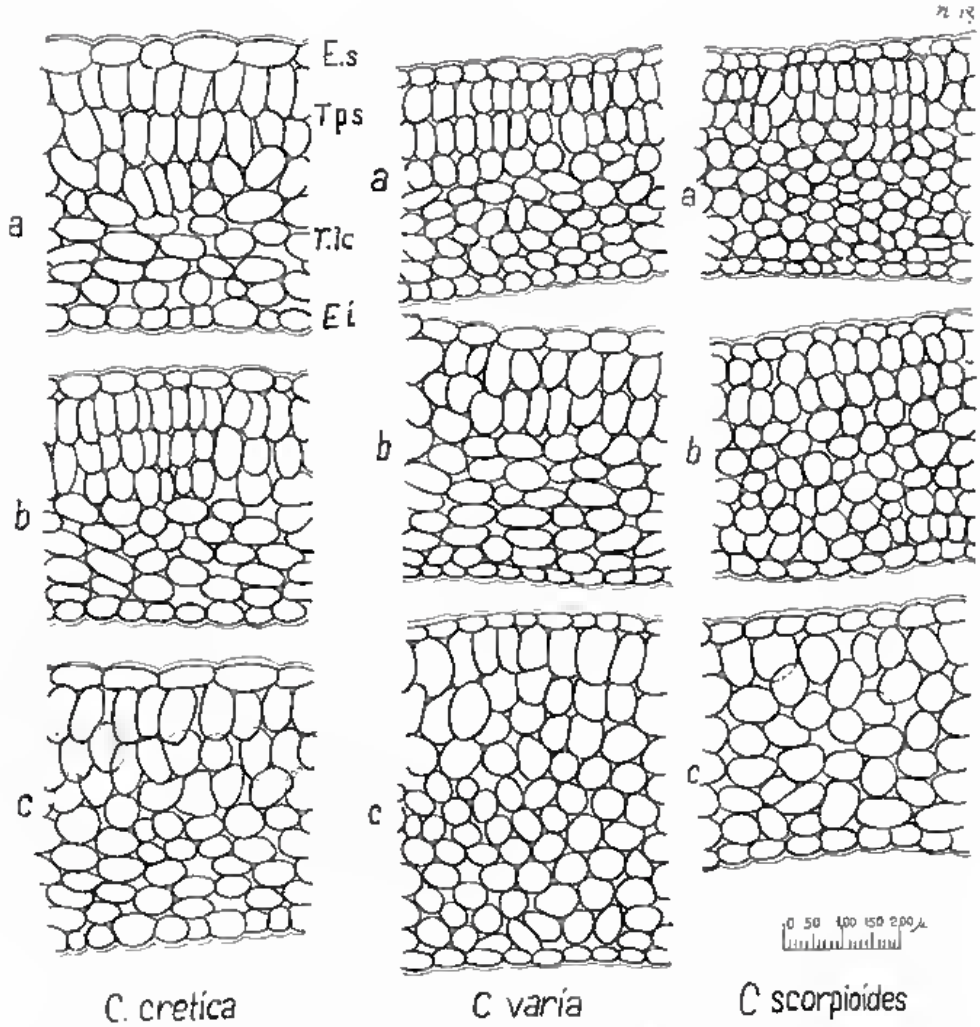
Source : MNHN, Paris



Pl. 8. — Coupes transversales du cotylédon de **Onobrychis**, **Coronilla** et **Trifolium** (seulement de la semence en état de repos) ; **A**, schémas; **B**, détails. — *Es*, épiderme supérieur; *Ei*, épiderme inférieur; *T. ps*, tissu palissadique; *T. lc*, tissu lacuneux.

aérifères entre elles, allongées perpendiculairement aux deux épidermes; sous l'épiderme supérieur les cellules sont de beaucoup plus hautes et étroites (le rapport : hauteur/largeur = 7/1), formant un tissu palissadique typique qui occupe approximativement la moitié de l'épaisseur du mésophylle. Une fois apparu à la lumiére et devenu foliacé, vert, le cotylédon présente une structure semblable à celle de la feuille (21), le mésophylle étant nettement différencié en tissu palissadique et tissu lacuneux (Pl. 9); les cellules ont entre elles des espaces aérifères, tandis que celles du tissu palissadique sont relativement courtes. Bien que petites, les différences de

Source : MNHN, Paris



Pl. 9. — Coupes transversales du cotylédon vert, chez les différentes espèces de **Coronilla** : a, b, c, différents stades du cotylédon.

structure sont pourtant visibles dans les cotylédons aux différents stades du développement (Pl. 9, *a*, *b*, *c*); dans le jeune cotylédon, le tissu palissadique est formé par quelques couches de cellules (Pl. 9, *a*), présentant, avant la chute, à peine une seule couche de cellules courtes et larges (Pl. 9, *c*).

Les diverses espèces que nous avons analysées diffèrent entre elles par l'épaisseur générale des cotylédons, le nombre des couches de cellules palissadiques, la hauteur de celles-ci, le nombre, l'épaisseur et la disposition des nervures, etc. Dans toutes les espèces, le cotylédon a une structure bifaciale-dorsiventrale (chez *C. scorpioides* s'esquisse quelquefois aussi une couche palissadique sous l'épiderme inférieur) et les nervures ne font pas saillie au-dessus de l'épiderme (à l'exception de *C. varia*, où la nervure

Source : MNHN, Paris

médiane présente une faible saillie à la face inférieure du cotylédon, entourée d'une gaine parenchymatique incolore).

Trifolium L. (Pl. 8, 10, 11) : Déjà dans la semence, le cotylédon a une structure bifaciale-dorsiventrale, à tissu palissadique en 3-4 couches; certaines cellules du tissu lacuneux (en particulier celles situées sous l'épiderme inférieur) sont légèrement allongées en direction de l'épiderme; les cellules (riches en granules d'amidon) laissent déjà place aux espaces aérifères.

Pour les 24 espèces de *Trifolium* étudiées, nous ne donnons les dessins que pour 12 d'entre elles, où l'on voit les principales différences existant dans la structure des cotylédons.

L'épiderme a des cellules de la même forme et la même structure sur les deux faces du cotylédon (*T. subterraneum*, *T. hybridum*, *T. campestre*, *T. fragiferum*), ou celles de la face supérieure sont plus grandes. Les cellules épidermiques peuvent être très petites (*T. dubium*, *T. fragiferum*, *T. incarnatum*, *T. pratense*, ± chez *T. repens*, *T. rubens*, *T. subterraneum*), petites (*T. hybridum*, *T. medium*, ± chez *T. ochroleucum*) ou relativement plus grandes (*T. campestre*, *T. pannonicum*); les dimensions différentes des cellules doivent être rapportées, sans doute, aussi à l'épaisseur générale du cotylédon.

Quant à l'aspect général des cotylédons, nous soulignerons le fait que chez *T. incarnatum* et *T. ochroleucum* les cotylédons sont très épais, tandis que chez *T. subterraneum* (et moins chez *T. pratense*) ils sont très larges (voir aussi le tableau).

En ce qui concerne le mésophylle (qui est toujours différencié en tissu palissadique et tissu lacuneux, comme chez la feuille (**20**), les variations se réfèrent au nombre de couches de chaque tissu. Le tissu palissadique : 2 couches (*T. campestre*, *T. repens*), 3 couches (cellules basses : *T. hybridum*; cellules ± hautes : *T. pannonicum*, *T. fragiferum*, *T. pratense*, *T. medium*, ± *T. rubens*), 4 couches (*T. incarnatum*, *T. subterraneum*, *T ochroleucum*, ± *T. dubium*). Dans sa totalité, ce tissu occupe la moitié de l'épaisseur du mésophylle seulement chez quelques espèces (*T. incarnatum*, *T. ochroleucum*, *T. repens*, *T. dubium*); chez les autres espèces le tissu lacuneux domine quantitativement. Le tissu lacuneux : 4-5 couches (*T. campestre*, *T. dubium*, *T. ochroleucum*), 5-7 couches (*T. fragiferum*, *T. hybridum*, *T. incarnatum*, *T. medium*, *T. pannonicum*), 6-8 couches (*T. subterraneum*, *T. pratense*. *T. rubens*).

Chez quelques espèces s'esquisse aussi un tissu palissadique sous l'épiderme inférieur, représenté par 1 (*T. pannonicum*, *T. ochroleucum*, etc.), 2 (*T. incarnatum*) couches de cellules courtes, mais orientées perpendiculairement à l'épiderme.

En ce qui concerne le nombre et les dimensions des faisceaux vasculaires (les nervures), on observe des variations très grandes, liées souvent directement à la forme (**16**) et aux dimensions des cotylédons (Tableau) : 1 (rarement 2 latéraux extrêmement petits : *T. dubium*), 3 (*T. campestre*), 5 (*T. pannonicum*, *T. repens*), 6 égaux (*T. fragiferum*) ou de différentes

Source : MNHN, Paris

dimensions (*T. ochroleucum*, *T. pratense*), 8 de différentes dimensions (*T. hybridum*, *T. rubens*, *T. medium*), 13 de différentes dimensions (*T. incarnatum*), 16-17 de différentes dimensions (*T. subterraneum*). Le plus souvent, le faisceau médian est plus épais, mais il n'est jamais saillant au-dessus de l'épiderme. Comme dans le cas des deux autres genres analysés, les grands faisceaux sont de type collatéral, les petits faisceaux ne contenant que des éléments de liber; chez toutes les espèces, les faisceaux vasculaires sont entourés d'une gaine parenchymatique incolore.

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

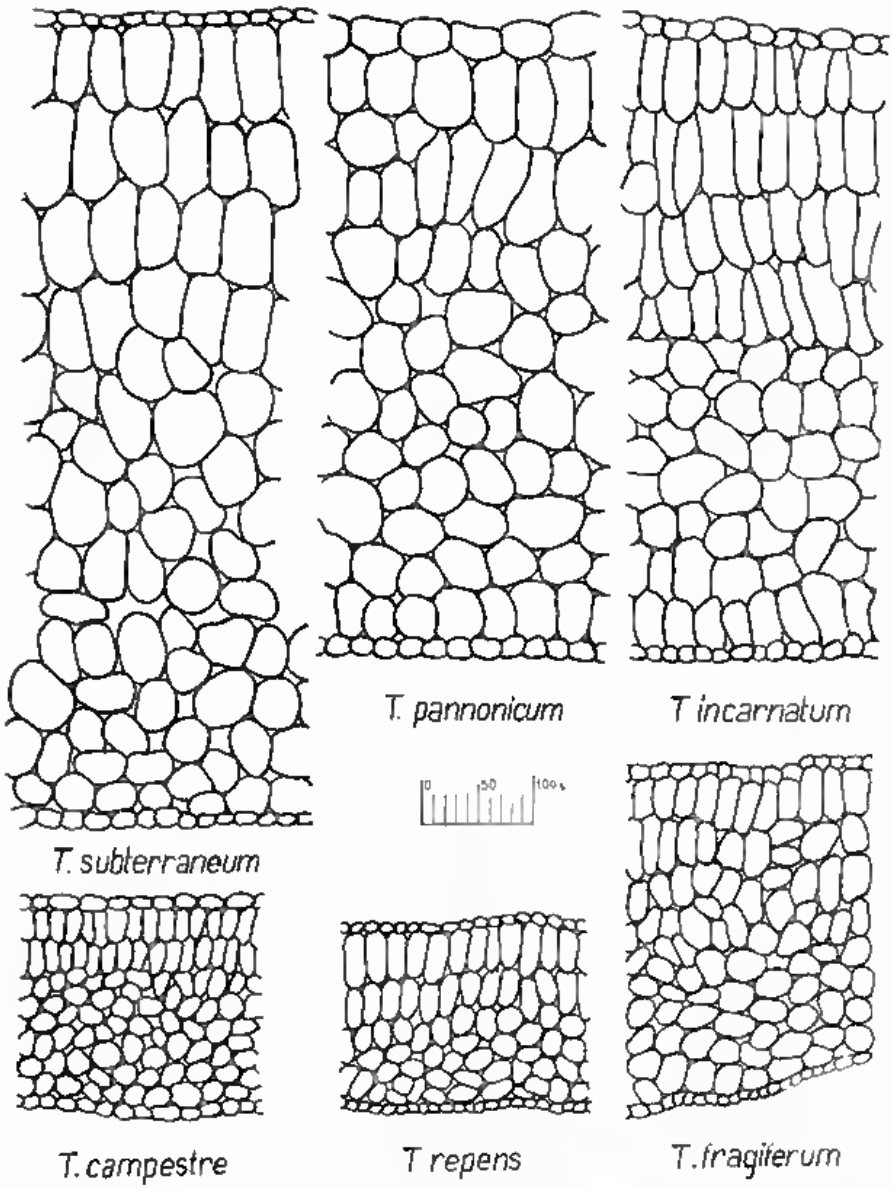
L'épiderme des cotylédons se différencie déjà dans la semence, pendant la formation de l'embryon. Chez les semences en état de repos toutes les cellules épidermiques des cotylédons ont le caractère méristématique; à ce stade, seules les cellules-mères des stomates sont visibles. Pendant la germination de la semence, dans l'épiderme des cotylédons se différencient tant les cellules épidermiques, que les stomates.

Le plus souvent, les cellules des deux faces du cotylédon diffèrent entre elles par les dimensions, forme, contour des parois latérales; en règle générale, les cellules de l'épiderme inférieur sont plus grandes (à l'exception des espèces de *Coronilla*) et ont des parois latérales ondulées. Un petit nombre des espèces étudiées a des cellules épidermiques à parois latérales planes (*Onobrychis alba*, *O. arenaria*, *Coronilla vaginalis*, *C. scorpioides*, *Trifolium fragiferum*, *T. medium*, *T. neglectum*, *T. scabrum*, *T. subterraneum*, *T. maritimum*, *T. rubens*) ou, au contraire, ondulées sur les deux faces du cotylédon (*Coronilla varia*, *Trifolium dubium*, *T. patens*, *T. repens*, etc.). Toutes les espèces que nous avons analysées ont des cotylédons amphistomatiques, la densité des stomates étant, en général, plus grande soit dans l'épiderme supérieur (*Onobrychis*), soit dans l'épiderme inférieur (*Trifolium*). On remarque particulièrement *T. subterraneum*, chez lequel le nombre de stomates de l'épiderme inférieur est presque 6 fois plus grand que dans l'épiderme supérieur; la même remarque — mais concernant le nombre de cellules épidermiques par unité de surface — peut être faite pour *T. ochroleucum*.

Parmi les espèces étudiées, *T. rubens* et en particulier *T. medium* ont le plus grand nombre de cellules épidermiques par unité de surface, si l'on considère ensemble les deux épidermes, les cellules de *T. medium* étant aussi caractérisées par des dimensions très petites.

De l'analyse de l'épiderme vu de face, chez les espèces des trois genres étudiés, il résulte qu'il existe une série de particularités de structure, d'après lesquelles les espèces appartenant à un même genre peuvent être distinguées les unes des autres : la forme générale des cellules, le contour des parois latérales et, en particulier, les dimensions et le nombre de cellules épidermiques et de stomates par unité de surface.

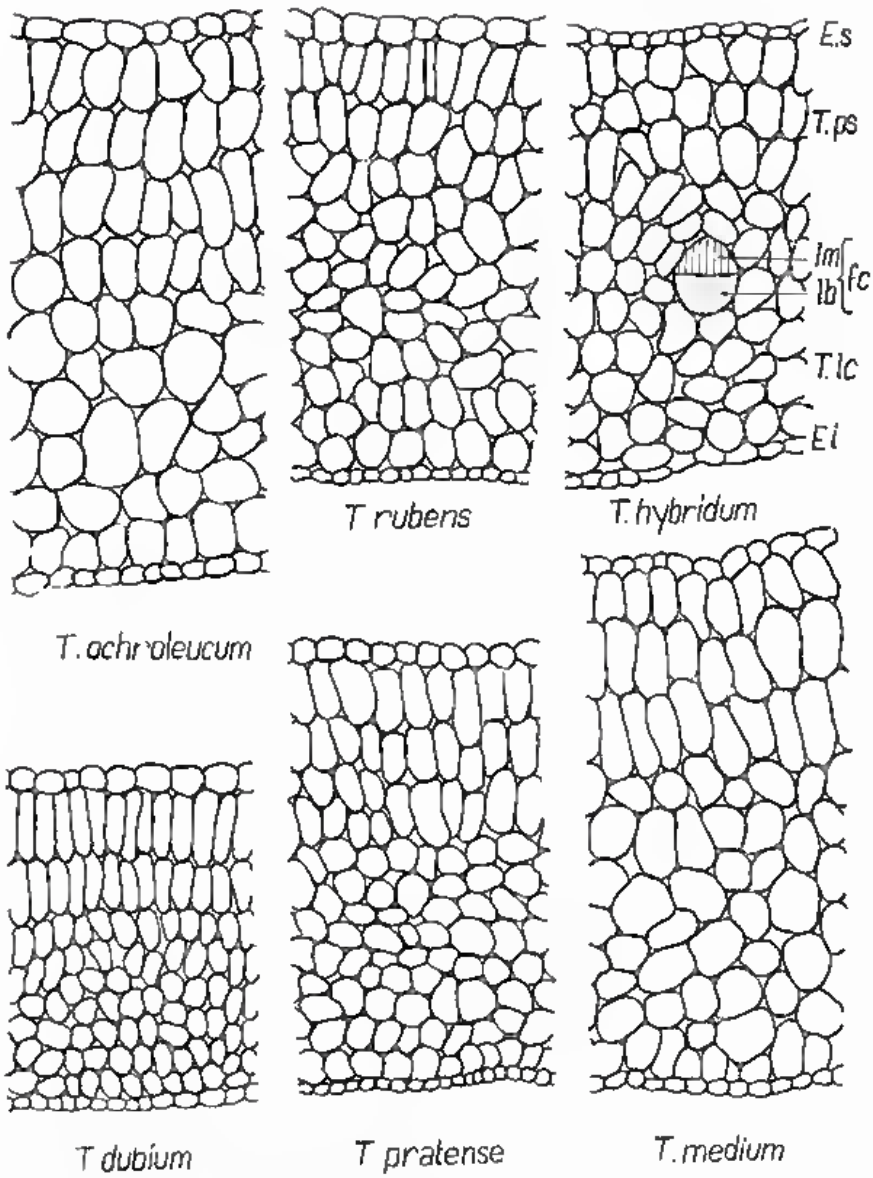
Source : MNHN, Paris



Pl. 10. — Coupes transversales du cotylédon vert, chez différentes espèces de **Trifolium**.

En ce qui concerne la structure du mésophylle, on fait les constatations suivantes : chez la semence en état de repos, le mésophylle du cotylédon apparaît ± homogène, souvent d'aspect palissadique (aucun des ouvrages spécialisés consultés ne parle de structure palissadique du mésophylle du cotylédon de la semence en état de repos); avec l'apparition du cotylédon à la lumière, le mésophylle manifeste une tendance à la différenciation en tissu palissadique et tissu lacuneux. Chez certaines espèces des genres *Onobrychis* et *Coronilla* le mésophylle est de type ± inégal-équifacial

Source : MNHN, Paris



Pl. 11. — Coupes transversales du cotylédon vert, chez différentes espèces de **Trifolium** : *Es*, épiderme supérieur; *Ei*, épiderme inférieur; *T. ps*, tissu palissadique; *T. lc*, tissu lacuneux; *lm*, bois; *lb*, liber; *fc*, faisceaux libéro-ligneux.

(isolatéral), tandis que toutes les espèces de *Trifolium* ont le mésophylle de type dorsiventral.

En ce qui concerne le nombre et les dimensions des faisceaux vasculaires (nervures) on observe de très grandes variations, en liaison souvent avec la forme et les dimensions des cotylédons.

Par conséquent, les espèces de *Leguminosæ* étudiées dans ce travail diffèrent entre elles par les dimensions des cellules épidermiques, la fré-

Source : MNHN, Paris

quence des stomates dans les deux épidermes, le nombre de couches de cellules dans les deux catégories de tissus composant le mésophylle et par les dimensions des cellules respectives — donc par l'épaisseur générale des cotylédons, le nombre et l'épaisseur des nervures, la forme générale de la coupe transversale du cotylédon.

Ces 34 espèces de Légumineuses : 5 *Onobrychis*, 5 *Coronilla* et 24 *Trifolium* (Tableau, Pl. 1-11) sont toutes présentes dans la flore spontanée de la Roumanie.

L'étude complète de la structure de la racine, de la tige, de la feuille, des stipules et des cotylédons, que nous avons faites sur ces trois genres de *Leguminosæ* (**16-21**) apporte donc de nombreux caractères qui, s'ajoutant à ceux de la morphologie externe, permettent de distinguer les espèces plus facilement.

Bibliographie

1. Auer, S. — Untersuchungen zur Epidermis-Entwicklung an Keimblätern von *Pulsatilla vulgaris*, Zeitschr. f. Bot., **50** (2) : 128-153 (1962).
2. Compton, R. H. — An investigation of the seedling structure in the *Leguminosæ*, Journ. Linn. Soc., Bot. **41** : 1-122 (1912).
3. Csapody Vera. — Keimlingsbestimmungsbuch der Dikotyledonen, Akadémiai Kiado, Budapest (1968).
4. Dose, W. — Beiträge zur Anatomie der Kotyledonen und Primarblätter, Inaug.-Diss., Göttingen (1914).
5. Godfrin, J. — Recherches sur l'anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen, Ann. Sci. Nat., Bot., ser. 6, **19** : 5-158 (1884).
6. Linsbauer, K. — Die Epidermis, *in* K. Linsbauer : Handbuch der Pflanzenanatomie, **4** (2) (1930).
7. Maige, A. — Observations sur l'amylogénèse dans les cotylédons du Pois, C.R. Acad. Sci. Paris **183** : 669-671 (1926).
8. Metcalfe, C. R. & Chalk, L. — Anatomy of the Dicotyledons, Oxford, (1950).
9. Muller, C. — La tige feuillée et les cotylédons des Viciées à germination hypogée, La Cellule **46** : 195-354 (1937).
10. Nyárády, A. & Nyárády, I. E. — *Leguminosæ*, *in* Flora R. P. Romàne **5**, Bucuresti (1957).
11. Ramaley, Fr. — The cotyledons and leaves of certain *Papilionaceæ*, Univ. Color. Stud. **1** : 239-243 (1933) (cf. Bot. Ctbl. **93**, 1903).
12. Schnarf, K. — Vergeichende Embryologie der Angiospermen, *in* K. Linsbauer : Handbuch der Pflanzenanatomie **2** (10) (1929).
13. Serebreakov, I. G. — Morfologhia veghetativnih organov vîssih rastenii, Izd. « Sovetskaia nauka », Moskva (1952).
14. Smith, D. L. & Flinn, M. A. — Histochemistry of the cotyledons of *Pisum arvense* L. during germination, Planta **74** (1) : 72-85 (1967).
15. Teodorescu, E. — Aparitia si dezvoltarea stomatelor pe cotiledoanele de leguminoase (*Lupinus albus* L.) (Rezumatul Tezei de doctorat), Cluj (1973).
16. Toma, C. — Contributii la studiul morfologiei comparate a plantulelor de leguminoase (*Trifolium* L., *Coronilla* L., *Onobrychis* Adans.), An. st. Univ. Iasi, sect. 2 a, **12** (1) : 27-40 (1966).
17. — Recherches d'histo-anatomie comparée sur les espèces d'*Onobrychis* Adans. qui vivent en Roumanie. I. La feuille. 1. Le limbe, Lucr. ses. st. a Stat. de cercet. marine « Prof. Ioan Borcea » Agigea (1-2 noiembrie 1966), Iasi : 137-149 (1968).
18. — Cercetări de morfologie si histo-anatomie la unele *Leguminosæ* (*Onobrychis* Adans., *Coronilla* L., *Trifolium* L.) (Rezumatul Tezei de doctorat), Bucuresti (1969).

Source : MNHN, Paris

19. — Studiul epidermei frunzelor la genul *Trifolium* L. din flora României, An. st. Univ. Iasi, sect. 2 a, **15** : 41-47 (1969).
20. — Cercetări de histo-anatomie comparată la speciile de *Trifolium* L. din flora României. I. Frunza. 1. Limbul, An. st. Univ. Iasi, sect. 2a, **15** (2) : 279-283 (1969).
21. — Cercetări de histo-anatomie comparată la speciile de *Coronilla* L. ce cresc în România. 1. Frunza. 1. Limbul, Comunic. de bot. ale Soc. st. biol. din R. S. România, **10** : 63-71 (1969).
22. Vasilicenko, T. I. — Morfologhia prorastania sem. bobovîh (*Leguminosæ*) v sveazi s ih sistema- tikoi i filogheniei, Trudî bot. in-ta im. V. L. Komarova AN SSSR, ser. 1, **4** : 347-425 (1937).
23. Zaharevici, F. S. — Osobennosti stroenia i sravnitelno-anatomiceskaia harakteristika epidermî semeadolei nekotorîh vidov i sortov kapustî (*Brassica* L.), Trudî po prikl. bot., ghenet. i selekt. **32** (3) : 193-213 (1959).

Laboratoire d'anatomie végétale
Université « Al I. Cuza »,
Jassy-Roumanie.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 463-469, 1976.

SUR LA PRÉSENCE A MADAGASCAR D'UN GENRE ENDÉMIQUE D'ÉRIOCAULACÉES : *MOLDENKEANTHUS*

par Ph. MORAT

En 1955, la Flore de Madagascar et des Comores de H. HUMBERT s'enrichissait d'un nouveau volume : les Eriocaulacées, rédigé par H. N. MOLDENKE.

Les récoltes faites jusqu'à cette date permettent à l'auteur de reconnaître à Madagascar 4 genres d'importance très inégale :

Eriocaulon comprenait 17 espèces [1] (en excluant *E. sollyanum* Royle d'extension paléotropicale mais de présence douteuse dans la Grande Ile), *Mesanthemum* était représenté par deux espèces endémiques tandis que *Pæpalanthus* et *Syngonanthus* étaient monospécifiques.

L'étude complète des récoltes entreposées au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris élargira très sensiblement les dimensions de la famille à Madagascar. Le genre *Eriocaulon*, en particulier, s'agrandira de quelques espèces nouvelles au moins pour le territoire si ce n'est pour la science [2].

O'autres échantillons, tels *Bosser 19567* et *Morat 4263* récoltés à 10 ans d'intervalle en provenance d'une même localité (Massif de l'Itremo, altitude 1 600 m, domaine du Centre) dans un milieu identique (sables temporairement humides) correspondent à une espèce remarquable qui se présente ainsi :

Plante minuscule, acaule, cespiteuse, haute de 5 à 13 mm (pédoncules floraux non compris), vivace. Souche recouverte d'un feutrage de longs poils fins argentés. Feuilles ternes, grisâtres, les plus anciennes brunes, de 4 à 7 mm de longueur sur 0,5 mm de largeur subaiguës et parsemées de quelques poils.

Pédoncules floraux nombreux, de 5 à 30 mm de hauteur densément couverts de longs poils glanduleux, et entourés à la base d'une bractée

1. Dans la mesure où ce chiffre correspond à de bonnes espèces, car H.N. MOLDENKE souligne déjà les affinités très étroites entre d'une part *E. bifistulosum* Van Heurck & Muell. Arg. et l'espèce américaine *E. melanocephalum* Kunth, et d'autre part entre *E. heterochiton* Korn, *E. mutatum* Brown et *E. mokalense* Moldenke.

2. Ces espèces ne pourront être nommées ou décrites qu'après consultation des herbiers d'Amérique, région où la famille est le mieux représentée.

Source : MNHN, Paris

engainante se prolongeant latéralement par un limbe triangulaire étroit de 5 mm de longueur, et recouverte des mêmes poils glanduleux.

Capitule petit, de 2 à 2,5 mm de diamètre; bractées de l'involucre (9 à 11) papyracées, de 3 mm de hauteur; réceptacle poilu, mais sans bractées florales, comprenant 5 à 6 fleurs dont 1 à 2 fleurs mâles au centre entourées de 4 à 5 fleurs femelles.

Fleur ♂ : 3 sépales soudés à la base jusqu'au milieu de leur hauteur; 3 pétales soudés en entonnoir courtement trilobé au sommet et portant 3 étamines réduites à des anthères bithéques rigoureusement sessiles, insérées aux extrémités des lobes corollins, incurvées [1] à l'intérieur de l'entonnoir; reste avorté des carpelles présent.

Fleur ♀ : 3 sépales libres, 3 pétales libres jusqu'à la base mais dont les sommets sont légèrement recouvrant sur leurs marges et adhérent fortement à chacune des 3 branches respectives du style; ovaire de 3 carpelles soudés, surmonté d'un style court cylindrique se divisant rapidement en 3 lobes rubanés d'abord divergents, puis jointifs au sommet par leurs stigmates; appendices du style absents.

Akènes ellipsoïdes à parois brunes et striées de 0,3 mm de longueur.

Par les 3 étamines et les pétales soudés des fleurs ♂, cette espèce se range indubitablement dans la sous-famille des *Pæpalanthoidées*. Mais quelle appartenance générique lui attribuer?

En utilisant la clé des genres proposée par W. RUHLAND en 1903 et reprise par lui en 1930 sans changement notable, la présence d'étamines bithéques dans la fleur ♂, de pétales libres dans la fleur ♀, place cette espèce prés des *Leiothrix* ou des *Pæpalanthus*. Or, toujours d'après W. RUHLAND, ces deux genres se distinguent de la façon suivante :

« poils du périgone et des bractées très obtus, rarement obtuscules, granuleux à l'intérieur, souvent tuberculés et appendices du style insérés à l'intérieur des stigmates et à la même hauteur qu'eux sur un style rond ..... *Pæpalanthus*

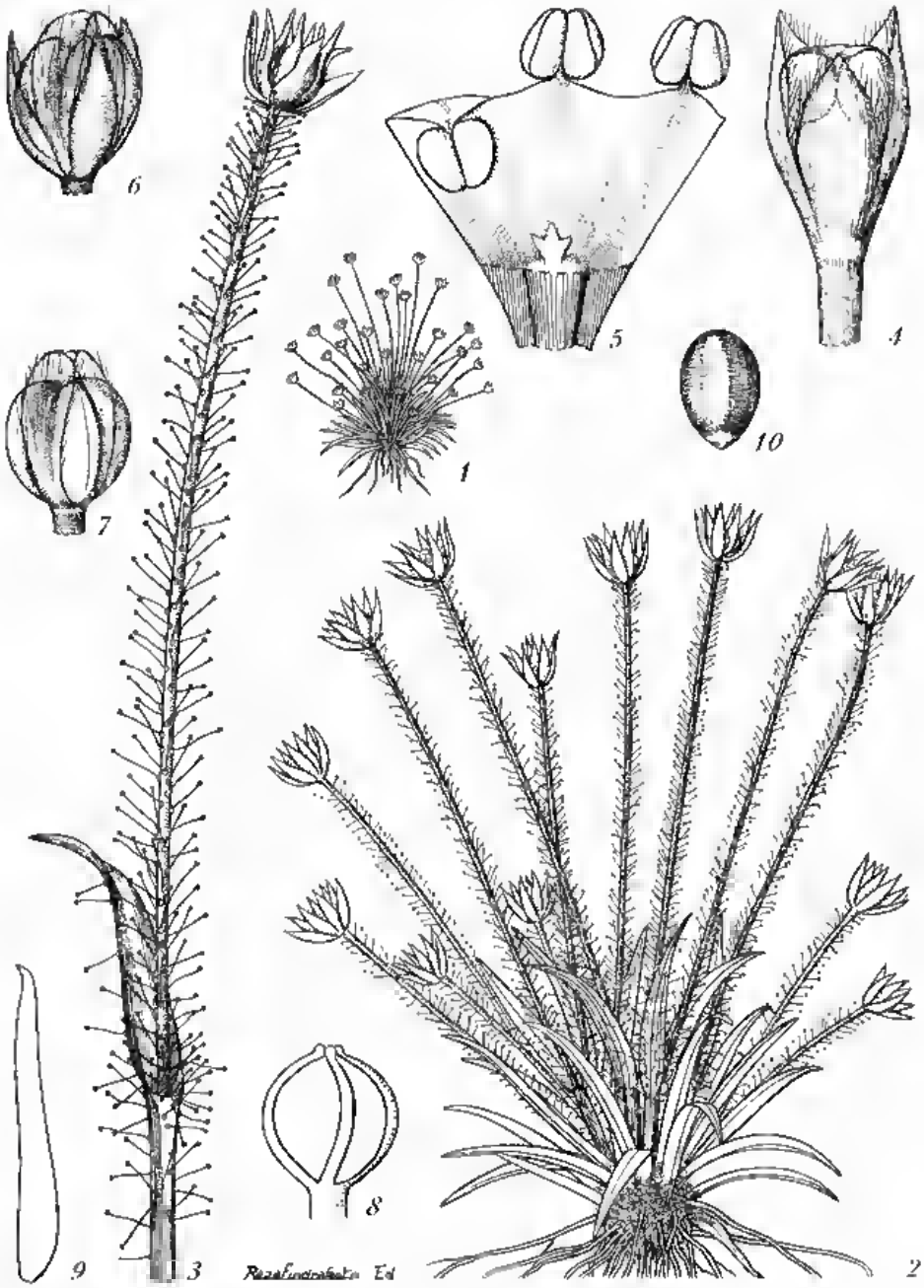
« poils du périgone et des bractées toujours très aigus, lisses à l'intérieur et jamais granuleux; appendices très visiblement insérés toujours plus bas que les stigmates sur un style triangulaire ..... *Leiothrix*

Le premier caractère concernant les poils du périgone — qui sont ici pointus et à parois lisses — rapproche l'espèce des *Leiothrix* tandis que le style — rond dans le cas présent — la rapproche des *Pæpalanthus*. Mais ce sont là des caractères difficilement appréciables.

Quant au critère de hauteur d'insertion des appendices stigmatiques qui devrait permettre de trancher, il est inutilisable puisque ces derniers sont totalement absents dans le cas qui nous intéresse. De plus, ce caractére perd une grande partie de sa valeur quand on sait que certaines espéces totalement dépourvues d'appendices, décrites ou révisées par RUHLAND lui-même, sont rangées indifféremment dans l'un ou l'autre genre (*P. scirpeus* Mart., *L. arechavaletæ* Ruhl., *L. hirsuta* (Wichstr.) Ruhl. var. *blanchetiana*...).

1. Ceci quelque soit le stade de développement de la fleur.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Moldenkeanthus itremensis** P. Morat : **1**, Port grandeur nature; **2**, Aspect général × 4; **3**, Pédoncule floral; **4**, Fleur ♂; **5**, Corolle de la fleur ♂ ouverte avec 2 étamines redressées; **6**, Fleur ♀; **7**, Fleur ♀ sépales enlevés; **8**, Détail du style et des stigmates; **9**, Poil du périgone; **10**, Akène.

Source : MNHN, Paris

On est en droit de se demander sur quoi l'auteur se fondait réellement pour différencier ces deux genres?

Quoi qu'il en soit, notre espèce ne satisfait pleinement à aucun des critères permettant de l'attribuer avec certitude à l'un ou l'autre de ces genres, ni à aucun de ceux qui ont été décrits postérieurement à 1930 [1]. Par contre elle possède d'autres traits remarquables qui sont :

1° fleur ♂ : étamines réduites à des anthères bithèques insérées au sommet des lobes du tube corollin et incurvées;

2° fleur ♀ : style divisé en lobes rubanés sur lesquels adhèrent fortement les pétales eux-mêmes se recouvrant.

Ces particularités qui n'existent, pour autant qu'on le sache, nulle part ailleurs dans la famille [2] sont suffisamment importantes pour justifier la création d'un nouveau genre dont la diagnose s'établit comme suit :

MOLDENKEANTHUS P. Morat, *gen. nov.*

Flores trimeri, masculis sepalis basi connatis, petalis in infundibulo connatis, cujus lobi staminibus 3 dithecis, ad imum arcuatus producti. Flores ♀ sepalis 3 liberis, petalis 3 usque ad basin liberis sed apice marginibus inter se tegentibus et ramis styli valde cohærentibus; stylo brevi cylindrico prope basin in ramis fascioliformibus diviso primum divergentibus, ultra ad apicem confluentibus.

Espèce-type :

Moldenkeanthus itremensis P. Morat, *sp. nov.*

Planta minima, acaulis, cæspitosa, 3-15 mm alta, foliis 4-7 mm longis, 0,5 mm latis. Florum pedunculi 5-20 mm longi, pilis longis glandulosis dense tecti. Capitulum parvum 2-2,5 mm latum. Involucri bracteæ 1 mm longæ. Receptaculum pilosum sed bracteis floralibus destitutum, floribus 5-6, quorum masculis in centro 1-2. Flores ♂ sepalis 3 fere usque ad medium connatis, petalis 3 omnino in infundibulo apice breviter lobato connatis, stamina 3 antheris bilocularibus restricte sessilibus ad imum arcuatis contracta, gerente; vestigio abortivo carpellorum præsenti. Flores ♀ sepalis petalisque usque ad basin liberis, petalis apice conniventibus cum ramis styli cohærentibus. Ovarium carpellis 3, stylo brevi in ramos 3 complanatos divergentes supra in stigmatum unicum confluentes diviso; appendicibus nullis.

Type : *J. Bosser 19567*, sables temporairement humides, Ambatomenaloha Itremo, Madagascar, avril 1964 (holo-, P!).

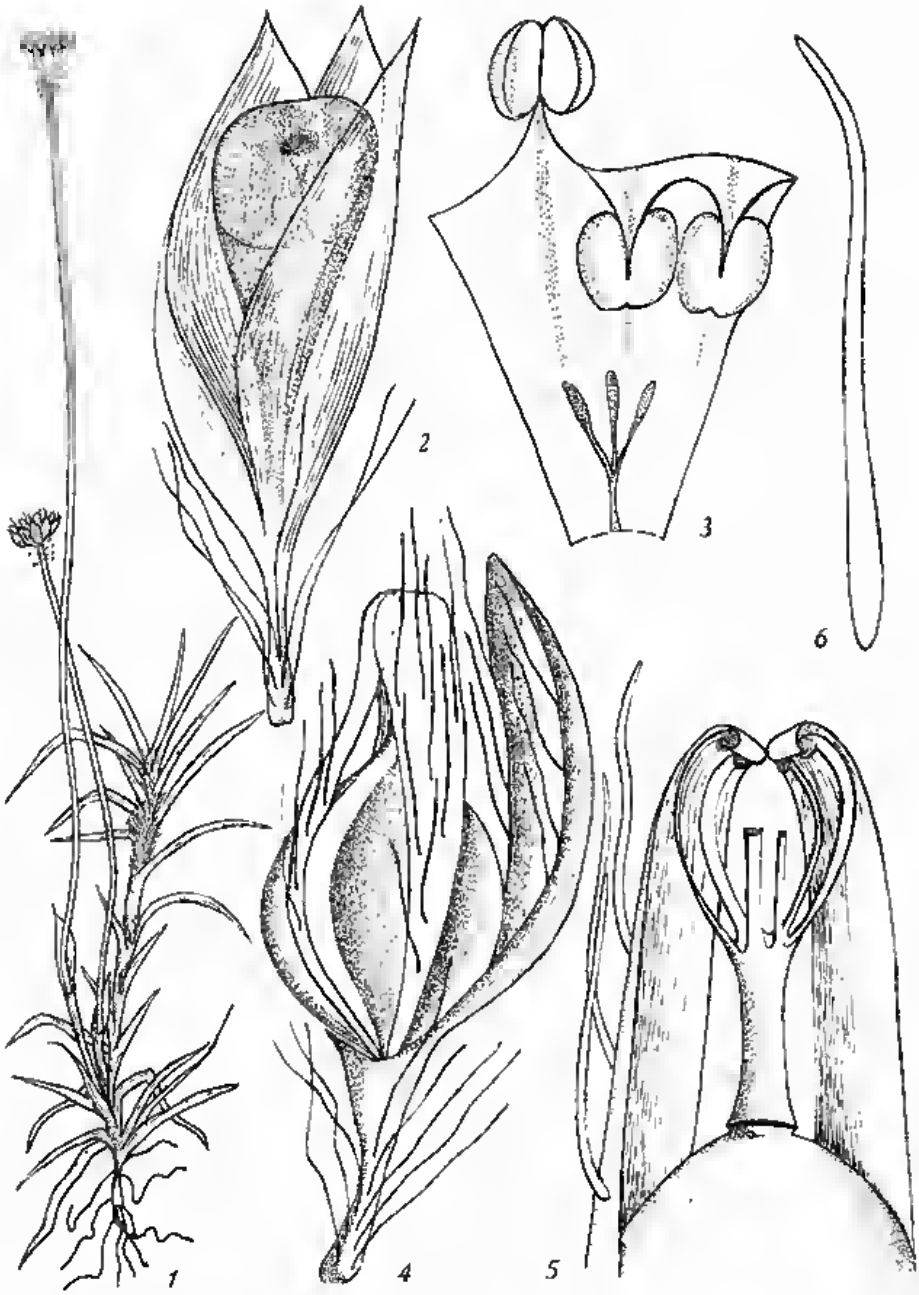
Autre matériel : *Ph. Morat 4263*, sur arène de sable fin quartzitique humide, Itremo, mai 1973.

Cette espèce croît en tapis clairsemé dans des dépressions humides de sables grossiers au milieu d'une végétation herbacée constituée essentiellement de *Trachypogon spicatus* (L.) O. Kuntze, *Hypparrhenia nyassæ* (Rendle) Stapf et en compagnie de *Drosera burkeana* Planch.

1. *Rondonanthus* Herzog, 1931 : Pétales de la fleur ♂ libres jusqu'à la base et diécie probable.
Comanthera L. B. Smith, 1937 : Présence d'une seule étamine bithèque dans la fleur.
Cartpotepala H. Moldenke, 1951 : 3 étamines bithèques libres alternipétales; sépales et pétales libres dans les fleurs des deux sexes; ovaire triaillé.

2. Nous remercions vivement M. H. N. Moldenke à qui ce genre est dédié, qui a confirmé ce fait et nous a fait profiter de sa grande compétence en la matière.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Moldenkeanthus bosseri** P. Morat : **1,** Aspect général; **2,** Fleur ♂; **3,** Corolle de la fleur ♂ ouverte avec 1 étamine redressée; **4,** Fleur ♀ (avec 1 seul sépale représenté); **5,** Détail du style et des stigmates; **6,** Poil du perigone.

Cette espèce n'est pas la seule du genre. Une autre récolte de J. Bosser provenant d'un marais du lac Mantasoa situé à 1 500 m d'altitude et à 50 km à l'Est de Tananarive, présente les mêmes caractères génériques.

Source : MNHN, Paris

Moldenkeanthus bosseri P. Morat, *sp. nov.*

Planta herbacea perennis caulescens 3-4 cm alta, foliis 1,5 cm longis, 0,6 mm latis. Florum pedunculi pilis glandulosis aliquibus parte superiore prope capitulum ornati, basi caulium inserti et vagina tubulari castanea scariosa circumdati. Capitula fere 30-flora, dimidia parte florum in centro ♂, receptaculo piloso sed bracteis floralibus destituto. Flores ♂ sepalis 3 glabris, basi connatis, petalis 3 membranaceis in tubo connatis, cum lobis 3 acutis ad interiorem arcuatis et staminibus 3 ad imum arcuatis continuatis, antheris bilocularibus; gynœcii abortivi vestigiis præsentibus. Flores ♀ pedicello 2 mm longo, sepalis 3 navicularibus 1,5 mm longis, liberis, marginibus pilosis, maturitate caducis; petalis 3, membranaceis, basi liberis sed apicibus connatis et cum styli ramis cohærentibus. Ovarium carpellis 3, stylo articulato in ramis 6 fasciolatis cum petalis cohærentibus diviso.

Type : *J. Bosser 19993*, marais lac de Mantasoa, mars 1970 (holo-, P!).

Plante vivace herbacée caulescente de 3-4 cm de hauteur. Feuilles de 1,5 cm de longueur sur 0,6 mm de largeur recouvertes sur la face extérieure des parties basales d'un feutrage serré de longs poils fins.

Pédoncules floraux de 2-15 cm de hauteur, glabre à la base, mais recouverts de longs poils glanduleux au sommet juste sous l'inflorescence, insérés à l'extrême base des tiges et entourés d'une gaine tubulaire brune et scarieuse qui se prolonge latéralement par un limbe triangulaire aigu.

Capitule petit de 4-5 mm de diamètre; bractée de l'involucre papyracée, de 2 mm de longueur. Réceptacle poilu mais sans bractée florale supportant une trentaine de fleurs dont la moitié sont des fleurs ♂ disposées au centre et entourées de fleurs ♀.

Fleur ♂ pédicellée; 3 sépales papyracés, glabres, plus grands (1,8 mm) que le reste de la fleur et soudés à la base; 3 pétales membraneux, soudés en tube, à lobes pointus recourbés vers l'intérieur et se prolongeant par 3 étamines incurvées et à anthères bithèques. Reste du gynécée avorté, présent sous forme d'un court appendice trifide.

Fleur ♀ de 2 mm de longueur portée par un long pédicelle poilu; 3 sépales naviculaires de 1,5 mm de longueur entièrement libres et pileux sur les marges, aussi longs que la fleur et caducs à maturité; 3 pétales membraneux munis de longs poils sur la face externe, libres jusqu'à la base et involutés au sommet, connés à leur extrémité supérieure, leurs marges se recouvrant et adhérant fortement aux branches du style; ovaire formé de 3 carpelles, surmonté d'un style articulé à la base (bien visible dans les stades jeunes) qui se divise en 6 branches rubanées confluentes et adhérant fortement 2 par 2 aux extrémités des pétales.

Cette espèce, qui n'est connue que par le type, diffère très nettement de la précédente par sa taille supérieure, son port caulescent, son réceptacle d'une trentaine de fleurs, ses fleurs ♂ plus nombreuses avec des sépales à peine soudés à la base, les lobes de la corolle plus marqués et le style des fleurs ♀ divisé en 6 lobes au lieu de 3.

La présence à Madagascar d'un genre endémique voisin des *Leiothrix* et *Pæpalanthus*, tous deux exclusivement ou essentiellement américains, comme d'ailleurs la presque totalité de la famille [1] présente un très grand

1. A part le genre *Mesanthemum* de répartition africano-malgache, tous les autres genres connus d'Eriocaulacées, au nombre de 11 sont, soit endémiques américains, soit bien mieux représentés en Amérique que partout ailleurs.

Source : MNHN, Paris

intérêt biogéographique. Cela renforce les affinités floristiques anciennes américano-malgaches déjà existantes.

BIBLIOGRAPHIE

HERZOG, Th. — Neue und weniger bekannte *Eriocaulonaceæ* aus Nordbrasilien und dem angrenzenden Venezuela, Fedde repert. **29** : 210 (1931).

MOLDENKE, H. N. — *Eriocaulaceæ*. Botanical exploration in Venezuela, Fieldiana Bot. **28** (1) : 126 (1951).

— *in* H. HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores, Eriocaulacées, 36e famille (1955).

RUHLAND, W. — *Eriocaulonaceæ in* ENGLER, Das Pflänzenreich, Regni vegetabilis conspectus (1903).

— *Eriocaulaceæ in* ENGLER, Die natürlichen Pflanzenfamilien (1930).

SMITH, L. B. — A new genus of *Eriocaulaceæ*, Contribution Gray Herb., ser. nov., **117** : 38 (1937).

O.R.S.T.O.M.
et Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum — PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 471-479, 1976

MORPHOLOGY OF *ADANSONIA DIGITATA*

par T. Antony OAVIS & SUKHENDU S. GHOSH

SUMMARY : The aestivation of corolla of *Adansonia digitata* is clearly contorted (regularly twisted), all the five petals in one flower veer clockwise and in another, counter-clockwise. As in most species of *Bombacaceæ* and *Malvaceæ*, the left-twisting and right-twisting flowers in any tree are distributed equally. The number of stamens per flower of *A. digitata* varies from 721 to 1 600. A right-twisting flower, on an average, bears a greater number of stamens than a left-twisting flower. Sizes of dry- and water-soaked pollen grains were measured.

***

INTRODUCTION

Adansonia digitata L. comes under the exclusively tropical family of *Bombacaceæ* (RENDLE, 1959). *Adansonia* is named after Michael ADANSON (1727-1806), a French naturalist. The genus has 10 species distributed in Africa and Australia (BAILEY, 1966). *Adansonia digitata* is native to tropical Africa. Species such as *A. madagascariensis* are endemic in arid regions of western Madagascar. *A. gregorii*, prevalent in Australia, has greater affinity to the African *A. digitata*. RICHARDS (1948) described it as one of the Sudanian trees. He divided the African forests into different zones. According to him, *A. digitata* is included in the common trees of Northern Guinea savannahs which fall under the Sudan Zone. The commonly met trees are *Lannea unicrocarpa*, *Balanites ægyptica*, *Combretum glutinosum*, *Sclerocarya birrea*, etc. *A. digitata* dominates the plains of Tropical Africa from the west coast along the southern border of the Sahara upto the region of East Africa (H. C. O. DE WIT, 1963). It is introduced in India by the Arabs (HOOKER, 1875). Good specimens of this species can be seen at Aurangabad and near Madras in the south. At the Alipore Zoological garden in Calcutta and the Indian Botanical Garden, Howrah, impressive *Adansonia* trees are growing, producing profuse fruits every year. In the campus of the Indian Statistical Institute, Calcutta some seedlings were planted of which one has started flowering from 1974. There are a few, long-fruited *A. digitata* growing at the Lucknow Zoo (RANDHAWA, 1965). None of the trees in India has developed the peculiar " inverted tree " like shape as one sees them in Africa.

It is interesting to note that the stamens of *Adansonia digitata* vary

Source : MNHN, Paris

greatly from flower to flower within a tree and between trees. The aestivation of corolla of the flowers of this species as typical of *Bombacaceæ* is contorted, twisting clockwise or counter-clockwise (DAVIS, 1967). A striking observation made during the current investigations is that the flowers with counter-clockwise twisting corolla have a greater number of stamens. However, no right-twisting flowers were available from one tree. Stamens from flowers of five different trees were counted and all showed the same trend. Measurements of pollen grains were also repeated.

BRIEF MORPHOLOGY

Adansonia, though not a very tall tree, is the heaviest of the bombacaceous trees as its trunk is grotesquely thickened, often upto 30 feet (Pl. 1). Sometimes it grows even upto a diameter of 40 feet, and there are such stout trees in existence which are estimated to be 1,000 years old. In 1750, ADANSON attributed an age of 5,150 years to a particular tree growing at the mouth of the Senegal river. DE WIT (1963) remarked that probably ADANSON was over-generous here. The tree takes a mushroom like appearance for the widely placed horizontal branches. As it thrives in almost desert-like places, it has developed a peculiar morphological adaptation to reserve water in the hollow of its trunk. The trunk becomes hollow inside with the advancement of age. It is believed that it can contain as much as 250 gallons of water even in this way, and thus, old trees are helped to survive periods of drought (BENTHALL, 1946). The bark is fibrous and very tough, which protects the inner water-reservoir (LORUS & MILNE, 1967). Wood is quite light and soft and so not suitable for carpentry work. Sometimes the bark is used as a raw material for making rope and rough cloth. The central hollow space is often used as a room by cutting open a small door-way on the thick wall (SANTAPAU, 1966). During drought, large mammals penetrate the stem by the tusks to get the moisure present inside.

The wide branches bear large palmate, entire leaves during the rainy season. But the leaves are shed soon afterwards to appear again in May next only. Flowering season is June-July and goes upto August in Calcutta. Flowers are large, white and pendent on a long thick peduncle (Pl. 2). They bloom at midnight and turn brown by next mid-day and wither away by the evening.

Sepals are divided into five prominent parts and this protects the other inner floral members especially in the bud stage (Pl. 2; 3, *1*). They are leathery and silky-to-hairy within. Petals are 5 and contorted or regularly twisted (Pl. 3, *2*). All the petals in one flower twist clockwise, and in another, counter-clockwise. Stamens are many and crowded on the monadelphous staminal tube (Pl. 3, *3*; 4). Anthers are single-chambered but folded in such a manner that they take the appearance of two-chambered anthers. The pollen grains are smooth. Ovary is 5-10-celled, style is long, passing through the staminal tube and keeping the stigmatic

Source : MNHN, Paris

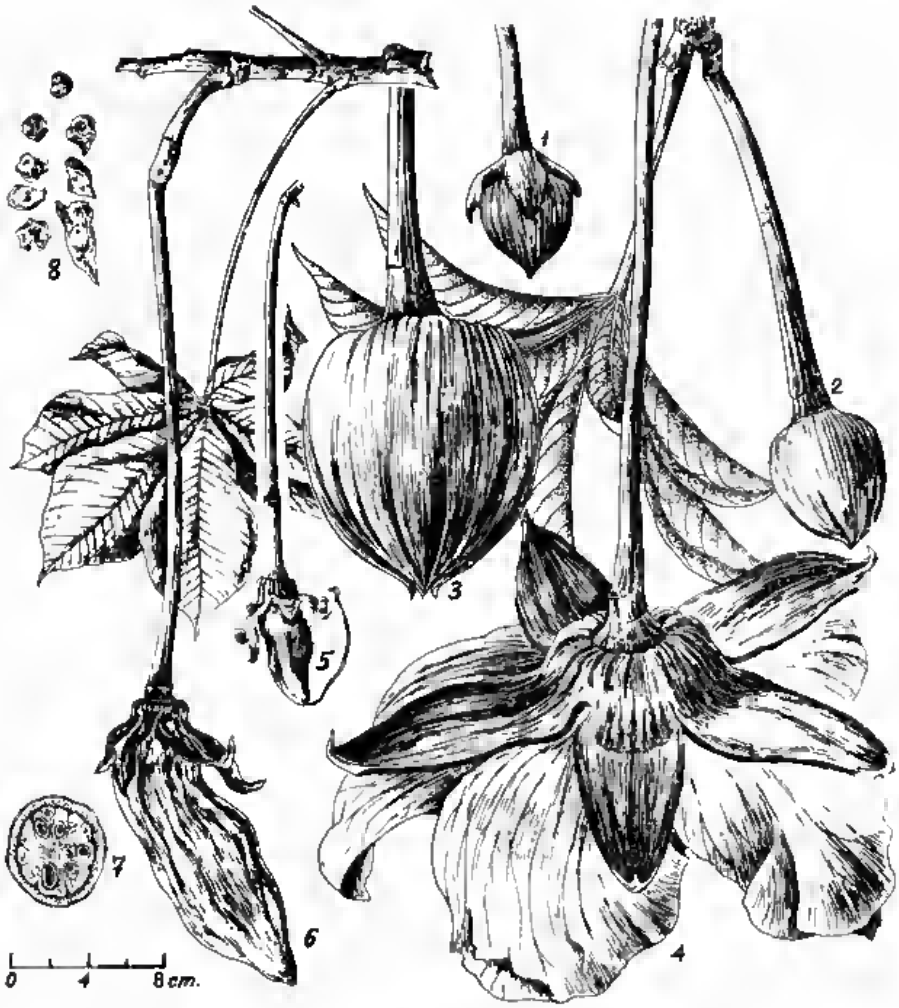
Pl. 1. — Trunk of **Adansonia digitata** growing at the Indian Botanic Garden, Calcutta.

lobes in well-emerged, exserted position. Ovules are many. Fruit is oblong, woody, indehiscent with mealy acidic pulp inside containing reniform seeds embedded within the pulp (Pl. 2).

MATERIALS STUDIED

66 flowers (left- as well as right-twisting) were collected from five different trees of *Adansonia digitata* from Calcutta and were examined to determine their stamen numbers. The flowers were sorted out into left-

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Adansonia digitata : 1-4**, buds at stages of development and a bloomed flower; **5**, young fruit; **6**, mature fruit; **7**, t.s. of fruit; **8**, seeds with aril.

and right-twisting ones according to the aestivation of their petals, and their stamens counted.

The number of stamens per flower varied from 720.67 to 1 599.50 for the left-handed flowers, while from 764.33 to 1 359.83 for the right-handed flowers. It could be possible that the range would be wider still if some right-twisting flowers were available for tree n° 5 where the left-twisting flowers possessed the maximum number of stamens. The variance was calculated for the two kinds of flowers separately. The range of variance in the left-handed and right-handed flowers was also calculated. The variance for the left-handed flowers ranged between 1 165.42 and 26 330.17 but similar values for the right-spiralled flowers ranged between 1 200.32 and 9 808.89. The data are given in Table 1.

Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — **1,** Flowers of **A. digitata** showing fleshy gamo-sepalous calyx. Petals partially visible; **2,** Flowers showing left-twisting (L) and right-twisting (R) corolla; **3,** Filaments separating from monadelphous staminal tube.

Source : MNHN, Paris

TABLE 1

Adansonia digitata: NUMBER OF STAMENS PER FLOWER

TREE	Nº OF FLOWERS	STAMENS PER FLOWER			
		left-twisting	variance	right-twisting	variance
1	12	720.67	1 165.42	764.33	1 200.32
2	20	1 055.20	8 396.76	1 086.90	9 808.89
3	20	1 037.00	2 625.60	1 084.70	1 441.21
4	12	1 345.17	26 330.17	1 359 83	9 151.54
5	2	1 559.50	7 656.25	nil	nil

Three flowers and three fruits from one of the trees growing within the Lucknow Zoo were also examined. The flowers (all right-twisting bore the following stamens:

Flower one	868 stamens
Flower two	942 stamens
Flower three	1 004 stamens
Mean per flower	938 stamens

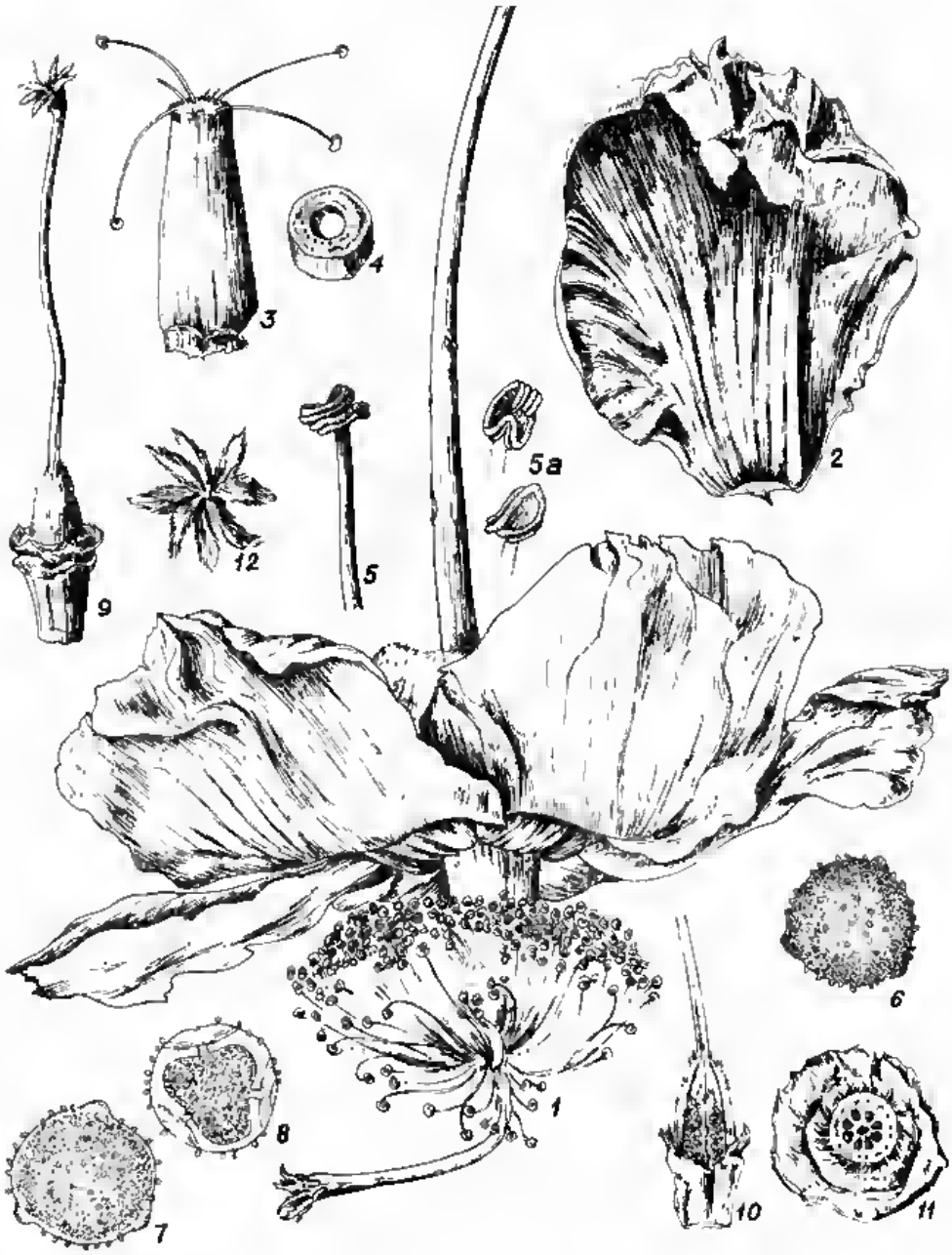
The fruits of the trees at Lucknow are strikingly larger than those of any tree from Calcutta. But though the fruit is large, the seeds are lighter than those of Calcutta trees. The actual values are given in Table 2.

TABLE 2

Adansonia digitata: WEIGHTS OF FRUITS & SEEDS

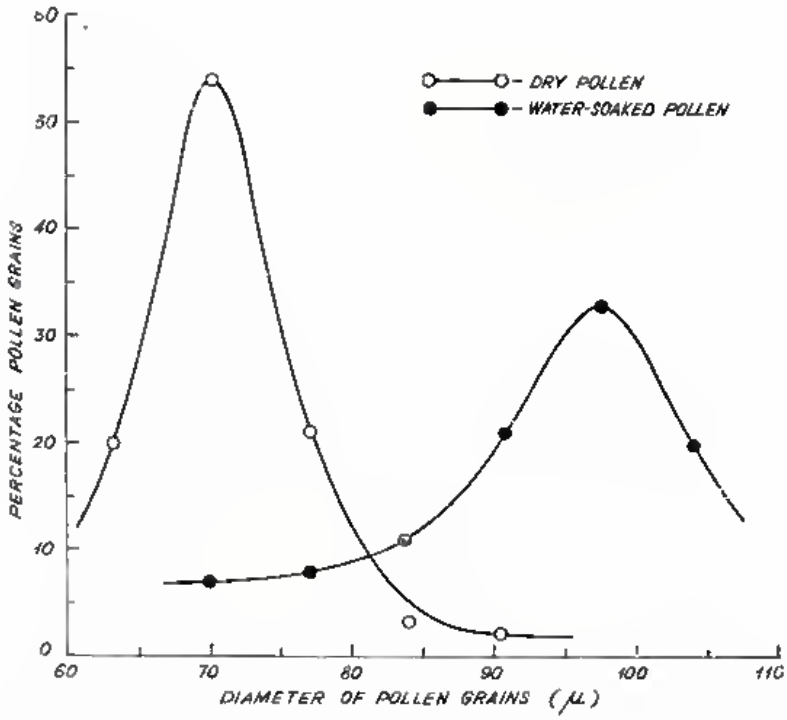
CHARACTERS	FRUITS OF TREES FROM	
	Lucknow	Calcutta
Wt. of one fruit	252.5 gm	125.0 gm
Length of fruit	37.5 cm	21.5 cm
Maximum diameter of fruit	7.1 cm	7.0 cm
Wt. of 100 seeds	46.3 gm	59.8 gm

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — Flower of A. **digitata** and its organs : **1**, whole flower; **2**, petal; **3-4**, staminal tube; **5-5a**, stamen and anthers; **6-8**, pollen grains; **9**, gynœcium; **10-11**, l.s. and t.s. ovary.

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — Distribution of dry and water-soaked pollen grains according to their size.

DISCUSSION

The pollen grains of *A. digitata* are of different sizes, varying from 63.27 μ to 90.63 μ in dry condition. The average diameter was calculated to be 70.76 μ on a sample of 100 pollens, and only 2 % of the pollens had the thickness of 90.63 μ. The percentage distribution of pollen grains in dry and water-soaked conditions is given in Pl. 5. In a previous paper, Davis (1967) observed the average size of pollen to be 58.3 μ which is a much smaller value in comparison with the present finding. The difference must be due to some variation between trees. This becomes more pronounced if the increase in diameter due to soaked condition is considered. The soaked pollens recorded earlier measured 71.5 μ and the percentage of enlargement was found to be 22.7. In the present case, however, 33 % of the pollen grains were 97.47 μ thick, 20 % of them were 104.31 μ thick and 21 % were 90.63 μ thick. So, on an average, 74 % of the total pollen grains showed thickness ranging between 90.63 μ to 104.31 μ. So it is clear that 75 % of the dry pollens enlarged to 90.63 μ to 104.31 μ. The percentage enlargement is 29-36. On an average, among 100 pollen grains, it was observed that the dry pollens increased from 70.76 μ as diameter to 92.34 μ thereby recording a 30 % expansion.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHY

BAILEY, L. H. — Manual of cultivated plants, Macmillan Company, 667 p. (1966).
BENTHALL, A. P. — The trees of Calcutta and its neighbourhood, Thacker Spink & Co. Ltd. : 45-47 (1946).
DAVIS, T. A. — Stamen number and pollen size in levo- and dextro-rotatory flowers of *Bombacaceæ*, Rev. Palaeobotany. Palynol. 3 : 133-139 (1967).
DE WIT, H.C.D. — Plants of the World. The higher plants, 1. Translated by A. J. POMERANS, Thames and Hudson (London) : 260-261 (1963).
HOOKER, J. D. — Flora of British India, 1, Oxford, 348 p. (1875).
LORUS & M. MILNE. — Living plants of the World, Thomas Nelson & Sons Ltd., 148 p. (1967).
RANDHAWA, M. S. — Flowering trees, National Book Trust, India : 133-134 (1965).
RENDLE, A. B. — The classification of flowering plants, 2, Cambridge University Press, 254 p. (1959).
RICHARDS, P. W. — The tropical rainforest, Cambridge University Press, 337 p. (1948).
SANTAPAU, H. — Common trees, National Book Trust, India : 15-19 (1966).

ACKNOWLEDGEMENT : We thank Mr. S. K. DE ARTIST, Indian Statistical Institute, for making the drawings.

Indian Statistical Institute,
CALCUTTA 700-035, India.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, **15** (4) : 481-489, 1976.

LE FOURRÉ D'ORANGÉA
(NORD-OUEST MALGACHE)

par M. THOMASSON

RÉSUMÉ : La fréquence de certains caractères morphologiques dans le fourré d'Orangéa est étudiée. Des comparaisons entre ce fourré, ceux du Sud-Ouest malgache et une forêt dense sèche sont effectuées, mettant en évidence les liens de parenté entre ce fourré et la forêt dense sèche.

SUMMARY : The frequency of some morphological characters is studied in the Orangea's bush. Comparisons between this bush, those of the South-West of Madagascar and a dry forest show the great morphological similarities of this bush with the dry forest.

***

INTRODUCTION

Située à l'extrême nord de Madagascar, sur la côte Est, près de Diégo-Suarez, la « forêt d'Orangéa » occupe une étroite bande côtière d'environ 10 km de long sur 3 km de large (Pl. 2, *1*). Contrairement à ce que la dénomination locale pourrait laisser supposer, il ne s'agit pas véritablement d'une forêt, mais plus exactement d'un fourré : cette formation végétale est en effet assez basse (4 à 6 m en général), seuls quelques arbres épars pouvant atteindre 8 à 10 m par place. Essentiellement composé de buissons et de petits arbustes, ce fourré présente des aspects très différents selon l'époque de l'année. En saison sèche (nous avons pu l'observer aux mois de juillet et d'août), la ressemblance est frappante avec les fourrés xérophiles du Sud-Ouest malgache; la majorité des espèces est alors défeuillée, à l'exception de quelques végétaux à rameaux courts ou à feuilles petites, et la végétation a une coloration plus ou moins grisâtre. Au mois de mars tout au contraire, au cœur de la saison des pluies, ce fourré devient méconnaissable, uniformément vert. Très dense, il est très difficilement pénétrable. On y découvre une grande abondance d'espèces lianescentes, lesquelles sont rares ou absentes des fourrés xérophiles du Sud-Ouest. Les feuilles rappellent alors beaucoup, par leurs dimensions moyennes, celles des forêts denses sèches du Domaine de l'Ouest.

D'un point de vue floristique, il convient de noter la présence, dans

Source : MNHN, Paris

le fourré d'Orangéa, d'éléments xérophiles [une Euphorbe crassulescente, *Euphorbia suareziana* Croizat (Pl. 1, *1*), un Pachypode, *Pachypodium rutenbergianum* Vatke] cotoyant des éléments nettement plus hygrophiles [*Dracæna sp.* (Pl. 1, *2*)].

L'opposition entre ces deux aspects saisonniers de la végétation, ainsi que cette dualité floristique nous ont conduit à comparer le fourré d'Orangéa d'une part avec les fourrés xérophiles du Sud-Ouest, d'autre part avec la forêt dense sèche précédemment étudiés (3) en utilisant les mêmes méthodes : présence ou absence de rameaux courts, densité de ramification (1), modèles de ramification (2), localisation de la feuille sur le rameau (3), superficies foliaires. La proportion d'espèces spinescentes a également été évaluée.

Avant d'aborder la comparaison envisagée ci-dessus, nous fournirons les caractéristiques morphologiques du fourré après une esquisse rapide des conditions de milieu dans la région d'Orangéa.

LE CLIMAT

Les quelques données que nous fournissons ici sont extraites de la notice accompagnant la carte de la Végétation de Madagascar de H. Humbert (1955).

La région de Diégo-Suarez est caractérisée par une température moyenne annuelle élevée (27°) et une amplitude thermique annuelle faible (3°). La hauteur moyenne annuelle des pluies y est d'environ 900 mm; il y a sept mois secs et l'indice xérothermique égale 161.

LE SOL

Le fourré d'Orangéa est implanté, pour la plus grande partie, sur des bancs de calcaire massif; il existe toutefois par endroits des affleurements sableux ou argileux.

CARACTÉRISTIQUES DU FOURRÉ

L'échantillon sur lequel nous avons travaillé comporte 117 espèces ligneuses (les lianes étant exclues).

Les rameaux courts

8,5 % des espèces récoltées différencient des rameaux courts. Leur superficie foliaire moyenne est d'environ 520 mm²; il s'agit donc essentiellement d'espèces microphylles.

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **1**, aspect du fourré d'Orangéa au mois de mars (saison des pluies); au centre, *Euphorbia suareziana* Croizat; **2**, aspect du fourré d'Orangéa au mois de juillet (saison seche); au centre, *Dracæna sp.*

Source : MNHN, Paris

La densité de ramification [1]

37,6 % des espèces observées ont une densité de ramification égale à 1, leur superficie foliaire moyenne avoisinant 710 mm². Ce sont donc, là encore, des espèces principalement microphylles.

Les modèles de ramification [2]

Le tableau I fournit les résultats de nos observations. Une représentation graphique est donnée sur la figure 2 de la Pl. 2.

Deux faits méritent d'être soulignés : la dominance du modèle M_1 dans la végétation d'Orangéa, d'une part, la très faible proportion de rameaux en zig-zag, d'autre part, qui n'existent que chez deux espèces rattachées au modèle M_3.

Tableau I

Modèle de ramification	Nombre absolu d'espèces	Proportion relative (%)	Superficie foliaire moyenne (mm²)
S_1	11	9,4	3 215
S_2	3	2,5	1 520
M_1	60	51,3	3 180
M_2	20	17,1	940
M_3	23	19,7	480
M_z	2	1,7	475

Localisation de la feuille sur le rameau

Nos résultats sont donnés dans le tableau II, leur représentation graphique sur la figure 3 de la Pl. 2.

1. La densité de ramification a été définie comme étant le nombre d'entrenœuds existant entre deux niveaux successifs de ramification (1).

2. Six modèles de ramification ont été distingués (2) : trois sympodiaux, S_1 à densité de ramification différente de 1, S_2 à densité de ramification différente de 1 et sommet des articles à entrenœuds courts, S_3 identique à S_2 mais à densité de ramification égale à 1 ; trois monopodiaux, M_1 à densité de ramification différente de 1 et à axes tous équivalents, M_2 à densité de ramification égale à 1 et à axes tous équivalents, M_3 à densité de ramification égale à 1 et à axes différenciés, les uns à croissance rapide, les autres à croissance lente ou limitée; chaque modèle monopodial a été d'autre part subdivisé en modèle à rameaux rectilignes (Md) et modèle à rameaux en zig-zag (Mz).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II

CATÉGORIE DE LOCALISATION DE LA FEUILLE	NOMBRE ABSOLU D'ESPÈCES	PROPORTION RELATIVE (%)	SUPERFICIE FOLIAIRE MOYENNE (mm^2)
n	1	0,9	0
rc	26	22,2	710
t	76	65	2 690
a	14	11,9	2 690

La catégorie *t* est ici nettement dominante alors que la catégorie *n* n'est représentée que par une seule espèce (*Euphorbia suareziana* Croizat).

LA SPINESCENCE

6 % des espèces récoltées sont spinescentes : deux espèces différencient des aiguillons et cinq autres des épines, résultant de la transformation de rameaux courts chez deux d'entre elles et étant de nature foliaire chez les trois autres.

LE SPECTRE BIOLOGIQUE FOLIAIRE

Nos résultats sont donnés dans le tableau III, et leur représentation graphique sur la figure 4 de la Pl. 2.

TABLEAU III

CLASSE FOLIAIRE	NOMBRE ABSOLU D'ESPÈCES	POURCENTAGE (%)
Leptophylles	2	1,7
Nanophylles	10	8,5
Microphylles	66	56,4
Mésophylles	38	32,5
Macrophylles	1	0,9
Mégaphylles	—	—

Source : MNHN, Paris

La classe des microphylles est la mieux représentée dans l'échantillon étudié (plus de 56 % des espèces). En deuxième position vient la classe des mésophylles avec 32,5 % des espèces.

DISCUSSION - CONCLUSION

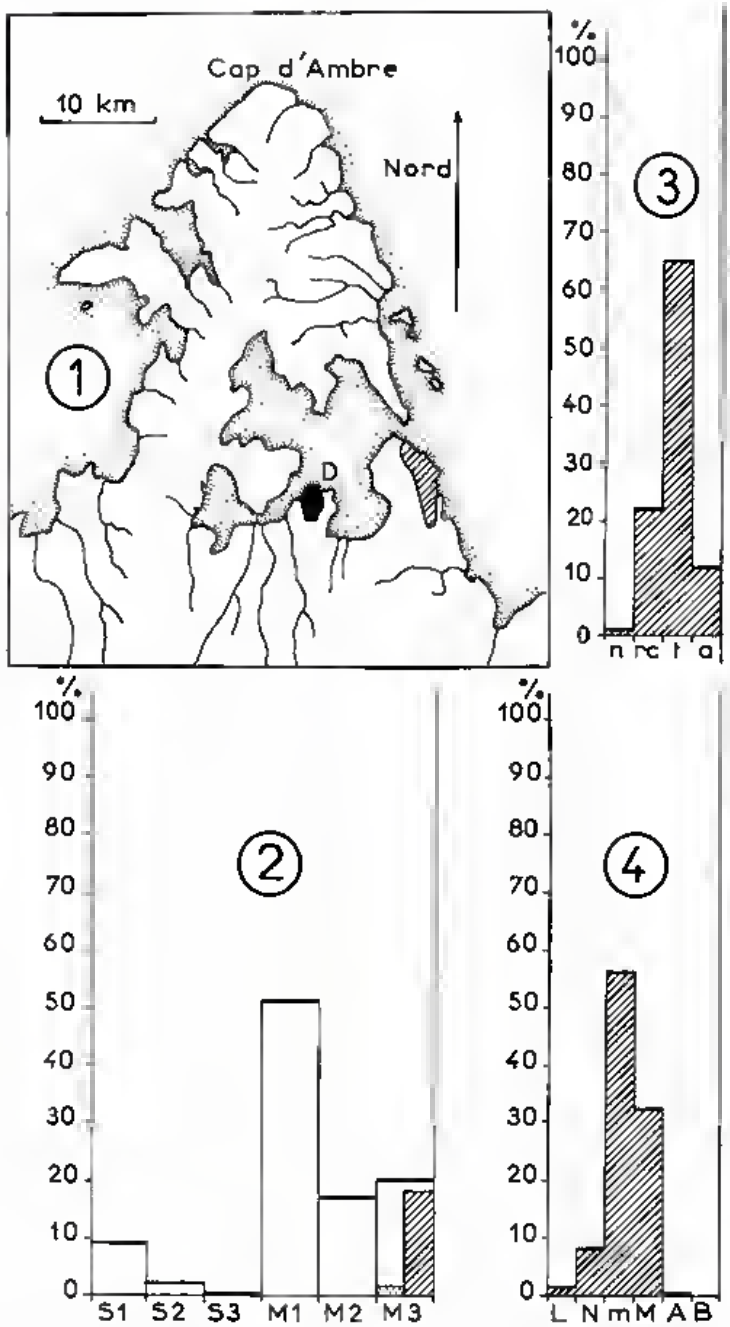
Malgré la similitude physionomique existant, à certaines époques de l'année, entre le fourré d'Orangéa et les fourrés xérophiles des environs de Tuléar, les observations ci-dessus semblent montrer une parenté morphologique entre la végétation d'Orangéa et celle des forêts denses sèches de l'Ouest malgache.

Le tableau IV fournit les résultats des comparaisons que nous avons faites, d'une part entre le fourré d'Orangéa et le fourré xérophile des environs de Tuléar développé sur calcaire (correspondant à nos échantillons « Calcaire I » et « Calcaire II » (3), d'autre part entre le fourré d'Orangéa et la forêt dense sèche du PK 895 de la route nationale 7 (correspondant à notre échantillon « Calcaire III » (3). Le test du χ^2 a été utilisé pour comparer les proportions; les superficies foliaires moyennes des espèces différenciant des rameaux courts et de celles dont la densité de ramification est égale à 1 ont été comparées à l'aide du test U de MANN & WHITNEY (cette comparaison n'a été effectuée qu'entre le fourré d'Orangéa et la forêt dense sèche).

De profondes différences morphologiques marquent l'originalité du fourré d'Orangéa par rapport à ceux du Sud-Ouest malgache. Un seul des caractères étudiés (spinescence) a une fréquence statistiquement constante : encore faut-il noter que la proportion d'espèces épineuses est inférieure dans la végétation d'Orangéa à ce qu'elle est dans la végétation des environs de Tuléar; d'autre part, la faible importance numérique de ces espèces épineuses rend leur rôle négligeable dans la physionomie du fourré d'Orangéa.

Tout au contraire, la similitude morphologique est remarquable entre fourré d'Orangéa et forêt dense sèche : les fréquences de tous les caractères étudiés se retrouvent statistiquement constantes dans ces deux types de formations végétales. Seules, les superficies foliaires moyennes liées, d'une part à la présence de rameaux courts, d'autre part à une densité de ramification égale à 1, sont plus élevées dans le fourré d'Orangéa que dans la forêt dense sèche : il n'est pas impossible que ceci soit une conséquence directe de l'influence des précipitations, celles-ci étant plus abondantes et plus régulières dans la région de Diégo-Suarez que dans celle de la forêt dense sèche étudiée.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **1**, fragment de la carte au 1/500 000 des environs de Diégo-Suarez (D). Le fourré d'Orangéa est représenté en hachures; **2**, diagramme représentatif de la distribution de fréquence des modèles de ramification; la zone hachurée correspond à la fréquence des rameaux rectilignes dans le modèle M_3, la zone pointillée à la fréquence des rameaux en zig-zag; **3**, diagramme représentatif de la distribution de fréquence des catégories de localisation de la feuille sur le rameau; **4**, spectre biologique foliaire (*L*, leptophylles; *N*, nanophylles; *m*, microphylles; *M*, mésophylles; *A*, macrophylles; *B*, mégaphylles.)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV

CARACTÈRE ÉTUDIÉ	COMPARAISON ENTRE FOURRÉ D'ORANGÉA ET FOURRÉS XÉROPHILES	COMPARAISON ENTRE FOURRÉ D'ORANGÉA ET FORÊT DENSE SÈCHE
Fréquence des rameaux courts	Fréquences significativement différentes au risque 1 ‰ ($\chi^2 = 21,57$)	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 2,34$)
Fréquence des espèces à densité de ramification égale à 1	Fréquences significativement différentes au risque 1 % ($\chi^2 = 12,23$)	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 0,13$)
Fréquence des modèles de ramification (S, M_1, M_2 et M_3)	Fréquences significativement différentes au risque 1 ‰ ($\chi^2 = 23,28$)	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 1,08$)
Fréquence des rameaux monopodiaux en zig-zag	Fréquences significativement différentes au risque 1 ‰ ($\chi^2 = 29,54$)	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 1,19$)
Fréquence des diverses catégories de localisation de la feuille sur le rameau	Fréquences significativement différentes au risque 1 ‰ ($\chi^2 = 41,01$)	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 4,02$)
Fréquence de la spinescence	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 3,03$)	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 0,14$)
Fréquence des diverses classes foliaires	Fréquences significativement différentes au risque 1 ‰ ($\chi^2 = 71,74$)	Fréquences homogènes ($\chi^2 = 3,55$)
Superficie foliaire moyenne des espèces différenciant des rameaux courts	—	Superficies foliaires moyennes significativement différentes au risque 6 % (écart réduit = 1,88)
Superficie foliaire moyenne des espèces à densité de ramification égale à 1	—	Superficies foliaires moyennes significativement différentes au risque 3 % (écart réduit = 2,29)

Ces observations confirment, d'un point de vue morphologique, les distinctions faites par H. HUMBERT (1955) dans sa carte de végétation de Madagascar entre Domaine de l'Ouest (fourré d'Orangéa et forêt dense sèche) et Domaine du Sud (fourrés xérophiles des environs de Tuléar). De grandes similitudes morphologiques peuvent ainsi s'observer dans des formations végétales physionomiquement différentes. Ce résultat ne fait que confirmer ce que nous avions dit (3) quant au rôle prépondérant des pluies sur la morphologie des espèces d'un groupement végétal, et il peut être tentant d'envisager l'utilisation de la fréquence de réalisation de certains caractères morphologiques pour définir les bioclimats.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE CITÉE

1. THOMASSON, M. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). II. Superficie foliaire et ramification chez les végétaux ligneux, Candollea **25** (1) : 7-13 (1972).
2. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). III. Modes de ramification des végétaux ligneux, Bull. Soc. Bot. Fr. **119** : 207-214 (1972).
3. — Essai sur la physionomie de la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache), Bull. Muséum Nat. Hist. Nat., ser. 3, **246** (1974).

Équipe de Phytogéographie Tropicale
Université de Paris VI, U.E.R. 59,
1, rue Guy-de-La-Brosse, 75005 PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 491-496, 1976.

LOCALITÉS ET ESPÈCES NOUVELLES DE MÉLASTOMATACÉES DU CAMEROUN ET DU GABON

par H. JACQUES-FÉLIX

SUMMARY : The *Dissotis barteri*, reputed endemic of Principe island, occurs also in Gabon; new localities of Côte d'Ivoire, Cameroun and Gabon, are cited for *Dissotis rupicola*. Two species: *Amphiblemma amœnum* and *Cincinnobotrys letouzeyi*, are described.

***

Dissotis barteri Hook. f.

Fl. Trop. Afr. **2** : 454 (1871); TRIANA, Trans. Linn. Soc. Lond. **28** : 57 (1871); COGN., Mon. Phan. **7**, Melast. : 374 (1891); GILG, Mon. Afr. **2**, Melast. : 20 (1898); EXELL, Cat. Vasc. Pl. S. Tomé : 178 (1944); FERREIRA, Garcia de Orta **16** : 72 (1968); EXELL, Bull. Br. Mus. Bot. **4** (8) : 347 (1973).

GABON : *N. Hallé & J.-F. Villiers 4952*, rocher Fané, Efout, à l'est de Médouneu; arbuste de 2 m sur pente rocheuse éclairée, 5.2. 1968.

Depuis 1858, date de sa découverte par Ch. BARTER à Principe, ce beau *Dissotis* n'avait été retrouvé en cette même île que par A. W. EXELL. Bien que sa présence sur le continent modifie notre opinion sur son endémisme, il reste rare et sa distribution en deux stations étroitement localisées, nettement disjointes, et en zone équatoriale, pose quelques questions. Il appartient à un groupe d'espèces héliophiles, plus ou moins frutescentes, normalement absentes des formations forestières, surtout fréquentes dans la région zambézienne. Vers le nord on peut toutefois le comparer au *D. splendens* A. Chev. & Jac.-Fél. des falaises gréseuses de Guinée, alors que les autres espèces savanicoles sont annuelles, géophytes ou hémicryptophytes. Le *D. barteri* peut être considéré comme une espèce paléoendémique, enclavée en forêt à la faveur de quelques pointements rocheux.

Dissotis (*Heterotis*) **rupicola** Gilg ex Engl.

Pflanzenw. Afr. **3** (2) : 748 (1921); A. & R. FERN., Bol. Soc. Brot. **29** : 50, *tab. 4* et *5* (1955), *descr. ampl.*
— *D. rupicola* HUTCH. & DALZ., *non* GILG, Fl. W. Trop. Afr. **1** : 211 (1927).
— *D. glauca* KEAY, Fl. W. Trop. Afr. ed. 2, **1** : 257 (1954).

Source : MNHN, Paris

CAMEROUN : *Letouzey 12735*, colline de Nkoltsia, 18 km NW de Bipindi, 12.1.1974; *J.-F. Villiers 976*, même localité, 24.11.1974. — GABON : *N. Hallé & G. Cours 6173*, route de Mbigou à Lebamba, 500-700 m alt., clairière latéritique de Coumou-Mangoundou, 23.5.1963; *Le Testu 5292*, même station, 25.4.1925. — CÔTE D'IVOIRE : *Chevalier 19488*[1], colline granitique de Niénokoué, 500 m alt., 18.7.1907; *Chevalier* (Coll. *Fleury*) *21484*, Hte Sassandra, Mt Dou 1 340 m alt., 6.5.1909; *Guillaumet 1510*, inselberg de Niénokoué (même localité que *Chevalier 19488*), rocher ensoleillé à la limite de la forêt culminale, juin 1963.

Cette espèce est mieux connue depuis que A. & R. FERNANDES en ont retrouvé le type et amélioré la description. Nous avons ajouté les récoltes de Côte d'Ivoire restées inédites. La distribution de cette espèce est également assez remarquable, puisque les quelques stations connues sont dispersées de Sierra Leone au Gabon. Dans tous les cas, il s'agit d'habitats intraforestiers, collines et pointements rocheux, ou plateau latéritique comme au Gabon, assurant un certain ensoleillement, bénéficiant d'une bonne pluviométrie et protégeant l'espèce de la végétation zonale. Ce *Dissotis* appartient à un groupe surtout représenté en Afrique occidentale.

Amphiblemma amœnum Jac.-Fél., *sp. nov.*

A A. cymoso *(Schrad.) Naud., floribus minoribus manifeste piloso-glandulosis, staminibus minus heteromorphis differt.*

Subarbuscula herbacea sympodialis radicans, 2-3 nodis foliatis. Folia membranacea, petiolo gracili, 1-5 cm longo furfuraceo. Lamino cordiformis vel ovato-cordiformis, usque 8 × 9 cm; supra intense viridis, sparse setis gracilibus erectis basibus bullatis albidis; subtus purpurascens glabra; 5-(7)- nervis subtus prominulis furfuraceis; marginibus laxe denticulatis ciliatis.

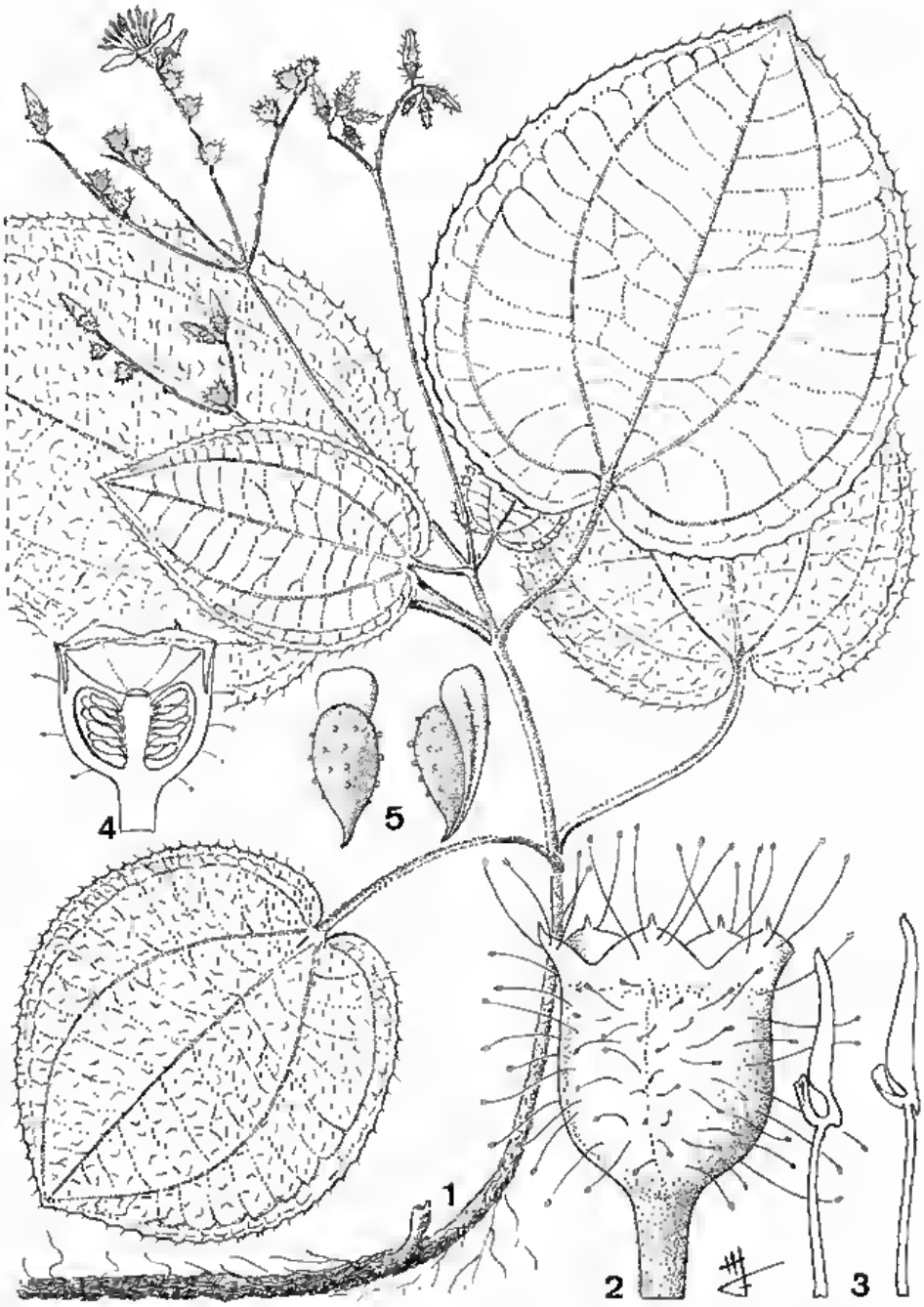
Cymæ terminales et interdum axillares; pedunculo gracili usque 6 cm longo, furfuraceo; 2-4 ramis digitatis monochasialibus, usque 4 cm longis, utroque cum 3-8 floribus remotiusculis brevipedicellatis; rhachidibus furfuraceis. Flos parvus, pedicello 1-1,5 mm longo, furfuraceo; receptaculo, calyce, petalisque, pilis sparsis gracilis capito-glandulosis ornatis. Receptaculum campanulatum; calycis lobi 1 mm longi late ovato-triangulares apice mucronati. Corolla rosea; petalis 5 mm longis. Stamina fere homomorphia; antisepala 7 mm longa, anthera 3 mm longa sursum attenuata; pedoconnectivo vix producto, antica appendice 1 mm longa, oblongo-truncata vel clavata; postico calcari obtuso brevi; filamento 3,5 mm longo; antipetala 6 mm longa, anthera 2,5 mm longa, pedoconnectivo manifeste producto, crasso, appendice antica similari, postico talo obsoleto obtuso; filamento 3 mm longo. Corona epigyna glabra, margine integro vel undulato. Stylus elongatus 8 mm longus. Capsula campanulata 4 × 4 mm. Vertex ovari infundibuliformis, coronæ squamis emarginatis accrescentibus, inclusis. Semina paucinumerosa, ovoidea sparsim papillosa, appendiculata, 1 mm longa.

TYPE : *Letouzey 13892* (holo-, P; iso-, YA).

Arbrisseau herbacé, ascendant, sympodial; tige d'abord dressée, subangulaire, furfuracée, avec deux à trois paires de feuilles et entrenœuds courts, puis ultérieurement épaissie, couchée et radicante. Feuilles délicates, membraneuses, à pétiole grêle, de 1 à 5 cm, canaliculé au-dessus, modérément furfuracé; limbe cordiforme ou ovo-cordiforme, jusqu'à 8 × 9 cm;

1. Ce n° a été publié sous le nom de *Diodia rubricosa* Hiern, dans : A. CHEVALIER, Exploration botanique A.O.F. : 348 (1920).

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Amphiblemma amœnum** Jac.-Fél. (*Letouzey 13892*) : **1**, plante entière × 2/3; **2**, jeune fruit × 8; **3**, étamine de chacun des verticilles × 6; **4**, fruit mûr (coupe) × 4; **5**, graine dos et profil × 20.

Source : MNHN, Paris

acumen obscur et obtus; face supérieure avec soies molles très éparses, face inférieure glabre; 5-(7) nervures ascendantes modérément saillantes et furfuracées en dessous, les submarginales peu prononcées et lobées avec les nervilles transversales espacées; marges lâchement dentées et ciliées.

Cymes terminales, solitaires ou par deux, parfois une axillaire sur le nœud précédent; pédoncule grêle, furfuracé, jusqu'à 6 cm, terminé ou non par une fleur axiale et divisé en deux à quatre branches furfuracées, scorpioïdes, longues de 2 à 4 cm et portant chacune de 3 à 8 fleurs quelque peu espacées.

Fleur petite, à pédicelle bien défini, long de 1 à 1,5 mm, furfuracé; réceptacle (avec calice) et corolle ornés de poils capités, grêles, dispersés, longs de 2 mm; réceptacle 3 × 3 mm; lobes du calice largement ovo-triangulaires, hauts de 1 mm, mucronés. Corolle délicate, rose; pétales longs de 5 mm. Étamines peu dissemblables; celles du verticille externe longues de 7 mm; anthère 3 mm; pédoconnectif court avec appendice antérieur oblong, tronqué ou légèrement dilaté, long de 1 mm, ergot postérieur court, obtus; filet de 3,5 mm; celles du verticille interne longues de 6 mm; anthère de 2,5 mm; pédoconnectif plus précis, épais, avec lobe antérieur identique et talon postérieur, épais, obtus; filet de 3 mm. Couronne épigyne glabre, à marge entière, ou chacune des écailles émarginée; style grêle, long de 8 mm. Capsule campanulée, vaguement 5-gone, 4 × 4 mm, à parois épaisses; ovaire déprimé, à marge épaisse, atteignant le haut du réceptacle et pouvant sembler exserte par destruction du réceptacle et du calice sur les fruits âgés. Graines peu nombreuses, à corps obovoïde, éparsément papilleux; appendiculées au sommet par expansion du raphé; longues de 1 mm.

Cameroun : *Letouzey 13698*, entre Tabo et Akoumayip, 20 km W de Mamfé; forme un tapis sur le sol sablonneux; tige radicante, charnue, couchée sur le sol; feuilles presque en rosette, vert sombre et parsemées de soies claires à la face supérieure, violet vif à la face inférieure, 2.6.1975; *13812*, colline à 20 km NW de Ngouti, sous-bois sur pente granitique; feuilles vert sombre hérissées de soies claires dessus, violacées dessous; fleurs roses, 13.6.1975; *13892*, massif du Nta Ali, 25 km SE de Mamfé; sous-bois ombragé sur pente rocheuse vers 850 m alt.; fleurs roses, 20.6.1975; *14342*, entre Ekoua et Boubaji près Supé, 40 km N de Koumba; berges rocailleuses de ruisseau en forêt de pente, 20.8. 1975.

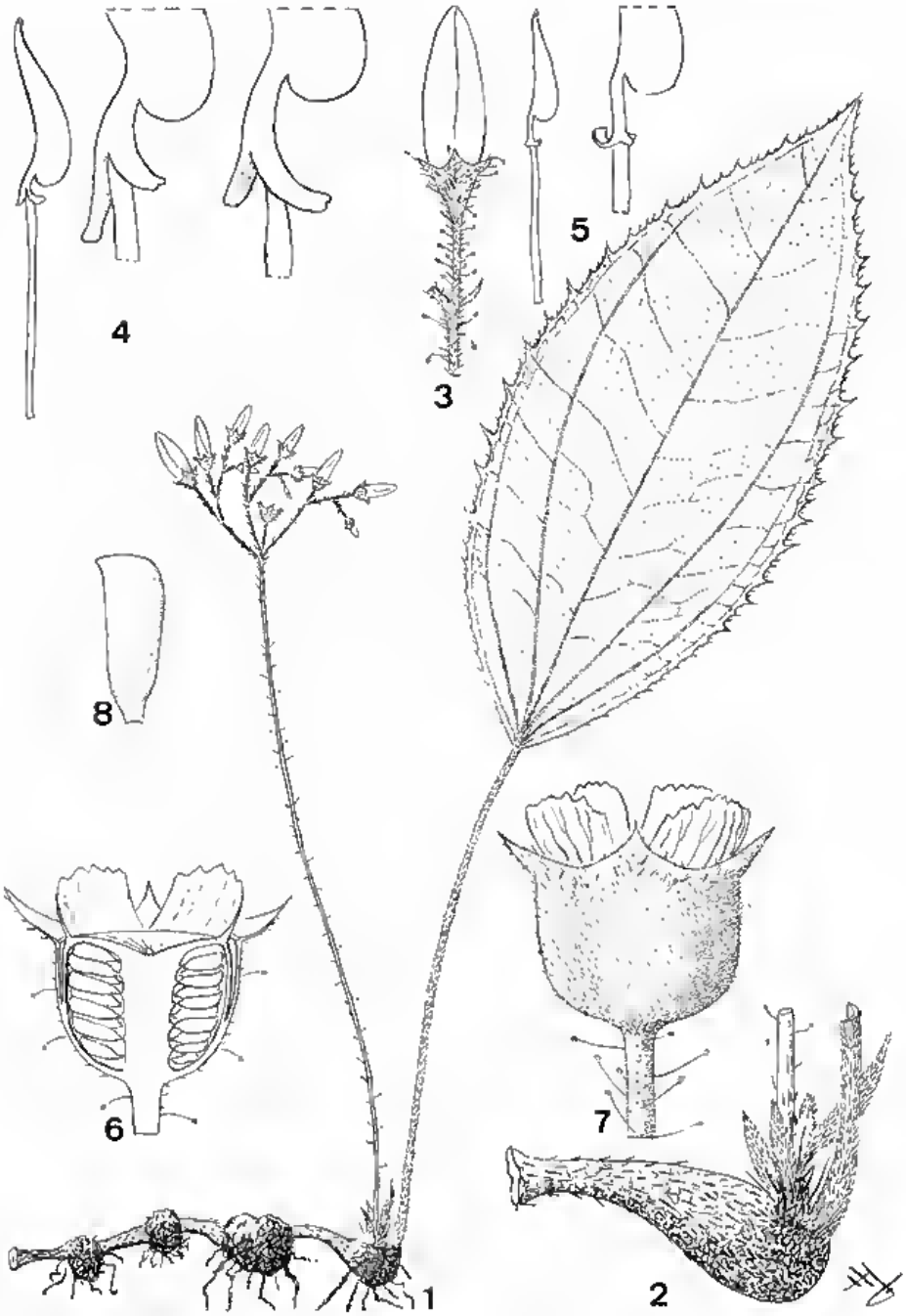
Cette espèce est tout à fait du groupe d'*A. cymosum* par ses cymes pédonculées, lâchement fleuries. Son aire est étroite, mais elle est bien représentée dans les stations fraîches des forêts pentues de la région de Mamfé. Sa découverte confirme le compartimentage de la plupart des espèces du genre et en porte le nombre à treize [1].

Cincinnobotrys letouzeyi Jac.-Fél., *sp. nov.*

A C. oreophila *Gilg, foliis lanceolatis, connectivo staminum majorum longiori ambi-appendiculato differt.*

1. H. Jacques-Félix : Le genre *Amphiblemma* Naud., Adansonia, ser. 2, : 13 : 429-459 (1973); Complément au genre *Amphiblemma:* description d'une espèce nouvelle, *l.c.* 14 : 469-472 (1974).

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Cincinnobotrys letouzeyi** Jac.-Fél. (*Letouzey 14326*) : **1**, plante entière × 2/3; **2**, détail de l'entrenœud distal × 2; **3**, bouton floral × 2; **4**, étamine externe × 6 et détail de pédoconnectifs × 24; **5**, étamine interne × 6 et détail d'un pédoconnectif × 24; **6**, jeune fruit (coupe) × 8; **7**, fruit mûr × 8; **8**, graine × 36.

Source : MNHN, Paris

Herba minuta, rhizomatosa sympodialis folio singulari. Internodi rhizomatis sparse setosi, partem distalem versus incrassati. Folium tenue; petiolo gracili, usque 12 cm longo, minute strigilloso. Lamina membranacea, lanceolata vel lanceata, usque 5,5 × 12 cm; supra glabrescens, subtus pubescens; 5-(7) nervis subtus prominulis pubescentibus; marginibus plus minusve duplicato-serratis, ciliatis.

Cyma terminalis; pedunculo gracili, usque 12 cm longo, sparse pilis capitato-glandulosis patulis; ad basim bracteis parvis setosis; ad apicem 2-3 ramis digitatis monochasialibus, 5-12 floribus pedicellatis, remotis; sæpe redacta pauciflora; rhachidibus pedicellisque minute piloso-glandulosis. Flos pedicello 2-3 mm longo. Receptaculum campanulatum minute piloso-glandulosum; lobi calycis triangularis, apice acutis setaceis. Corolla rosea vel albo-rosea; petalis 12 mm longis. Stamina inæquilonga; majora, anthera arcuata sursum attenuata, 3 mm longa; pedoconnectivo 0,5 mm longo, appendice antica truncata vel emarginata, postico calcari truncato; filamento 3,8 mm longo; minora sursum attenuata 2 mm longa; pedoconnectivo recto, 0,3 mm longo, ad basim calloso vel antice minute bituberculato postice calcarato; filamento 3 mm longo. Stylus elongatus 10 mm longus; stigmate capitati. Capsula campanulata, squamis epigynis valde accrescentibus, 1 mm exsertis membranaceis rubescentibus; placentæ sessiles axiales. Semina oblonga 2 mm longa inappendiculata.

TYPE : *Letouzey 14326* (holo-, P; iso-, YA).

Herbe à rhizome sympodial, rarement ramifié; entrenœuds de 0,5 à 1,5 cm, éparsément sétuleux, tubérisés à leur partie distale. Un seul entrenœud annuel avec feuille unique; pétiole grêle jusqu'à 12 cm, régulièrement strigilleux; limbe membraneux jusqu'à 5,5 × 12 cm; lancéé à lancéolé, base en coin ou arrondie, jamais cordée, sommet acuminé aigu; glabrescent ou pubérulent sur la face supérieure, pubescent sur la face inférieure; 5-(7) nervures ascendantes, finement saillantes et pubescentes en dessous; marges obscurément serretées vers la base, puis variablement biserretées ciliées vers le haut.

Cyme terminale sur un axe court, sétuleux, portant de 3 à 5 bractées scalariformes, sétuleuses; pédoncule grêle, jusqu'à 12 cm, glabrescent ou avec poils capito-glanduleux dispersés et quelques soies vers le sommet; divisé en 2 à 3 branches scorpioïdes grêles, à fleurs pédicellées et espacées; jusqu'à 10 fleurs, mais réductions fréquentes à 1-3 fleurs; axes des pédicelles et réceptacles avec soies courtes et poils glanduleux. Fleur à pédicelle de 2 à 3 mm; réceptacle campanulé; lobes du calice dentiformes, aigus-sétacés, 1,5 × 1 mm. Corolle rose ou blanc rosé; pétales longs de 12 mm. Étamines externes à anthère de 3 mm; pédoconnectif de 0,5 mm, variablement appendiculé par un lobe tronqué-émarginé à l'avant et par un éperon tronqué à l'arrière; filet de 3,8 mm; étamines internes à anthère de 2 mm; pédoconnectif droit, épaissi en coussinet à la base, ou bien obscurément bituberculé en avant et brièvement éperonné à l'arrière; filet de 3 mm. Ovaire adhérent sur le tiers ou la moitié de sa hauteur; style grêle, long de 10 mm, stigmate capité. Capsule campanulée, 3 × 4 mm; ovaire modérément déprimé, mais à écailles épigynes accrescentes longues de 1 mm, exsertes, membraneuses, purpurines, à marge denticulée; placentas sessiles, axiaux. Graines oblongo-cunées, longues de 2 mm.

CAMEROUN : *Letouzey 14326*, près de Numba, 45 km ENE de Mamfé; paroi humide et moussue d'un rocher près d'un torrent, vers 350 m alt., 18.8.1975.

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 497-503, 1976.

ALOE NOUVEAUX DU NORD DE MADAGASCAR

par G. CREMERS

RÉSUMÉ : Au cours d'une tournée dans le Nord de Madagascar, un certain nombre d'*Aloe (Liliaceæ)* ont été récoltés. Deux espèces sont décrites dont une imparfaitement connue.

SUMMARY : During a round in the North of Madagascar, a certain number of *Aloe (Liliaceæ)* have been collected. Two species are described, one of them is imperfectly known.

***

C'est au cours d'une tournée dans le Nord de l'île, faite en compagnie de notre collègue et ami A. PEYRIERAS, que nous avons trouvé des *Aloe* qui nous semblaient nouveaux pour la flore malgache.

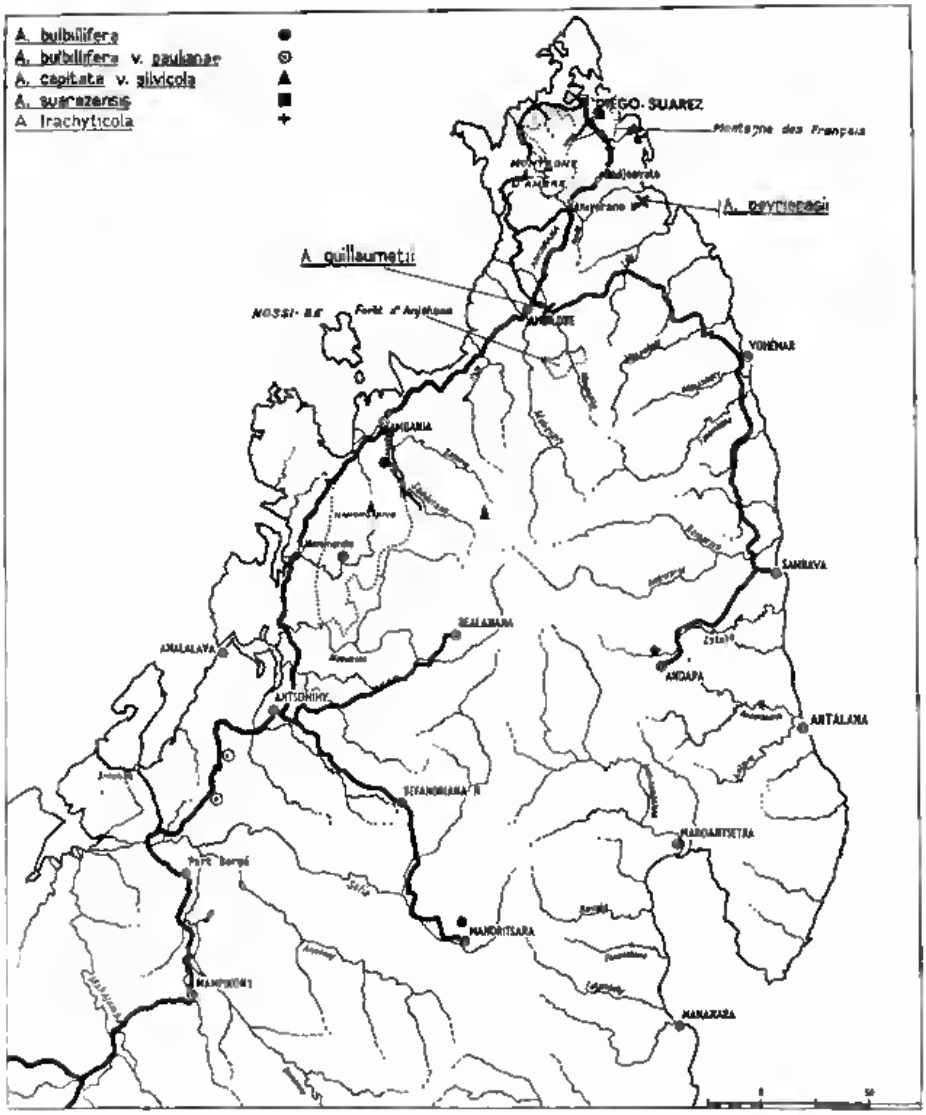
PERRIER DE LA BÂTHIE (1926-1938), puis REYNOLDS (1958 et 1966) ont contribué le plus à la connaissance de ce genre, toujours fort recherché par les amateurs de plantes crassulescentes.

Si nous établissons une carte de répartition des espèces actuellement décrites à Madagascar, nous nous apercevons combien la région des Plateaux, formant le Domaine du Centre, a été bien explorée depuis Tananarive jusqu'à Ambalavao au Sud. Les axes Ihosy-Tuléar et Ihosy-Fort Dauphin, ainsi que le Domaine du Sud l'ont été aussi. Par contre, le Nord et surtout la partie au delà de Majunga ne renfermerait que six espèces et variétés : *Aloe divaricata* Berger, *A. capitata* var. *silvicola* H. Perr., *A. bulbillifera* H. Perr. et sa variété *paulianæ* Reynolds, ainsi que *A. suarezensis* H. Perr. et *A. trachyticola* (H. Perr.) Reynolds (Pl. 1).

Nous savons combien le Nord de Madagascar est difficile d'accés, les pluies empêchent toute circulation de décembre à mai, période qui serait, en fait, la meilleure pour les botanistes. En ce mois d'août, il nous a été possible de voir les dernières fleurs de *A. suarezensis* et d'un *Aloe* qui s'est avéré nouveau; nous en donnons la description ci-aprés.

Nous remercions MM. BOSSER et LAVRANOS, éminents connaisseurs des *Aloe*, tant Sud-africains que malgaches, qui ont bien voulu nous donner leur avis sur notre matériel et faire quelques remarques à propos de ce travail.

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — Carte de répartition des **Aloe** dans le Nord de Madagascar.

Aloe guillaumetii G. Cremers, *sp. nov.*

Racemo laxifloro affinis A. viguieri *H. Perr, sed forma perigonium satis distinguitur; affinisque* A. deltoideodonta *Baker, sed inflorescentia simplice discedit; ab ambo haec speciebus foliis angustis, erectis, albomaculatis differt.*

Planta carnosa, glabra, acaulescens, cæspitosa, foliis 6-12, ascendentibus copiose, albo-maculatis, viridibus vel rubro-tinctis, usque 40 cm longis, basi 2-5 cm latis, apice obtusis, superne concavis, infra convexis, marginibus cartilagineis, dentibus deltoideis, albescentibus,

Nous avons le plaisir de dédier cette espèce à notre ami le Dr J.-L. Guillaumet, qui depuis onze ans nous a fait connaître la botanique tropicale, et nous a guidé dans nos travaux; qu'il en soit ici sincèrement remercié.

Source : MNHN, Paris

1 mm longis, 2-5 mm inter se distantibus armatis; inflorescentiis simplicibus, pedunculo gracili, 80-110 cm longo; racemis laxifloris, 25-30 cm longis; bracteis florum lanceolatis, acutis, 4 mm longis, basi 2 mm latis; pedicellis 15-20 mm longis; perigoniis 25 mm longis, segmentibus externis per 9 mm liberis, 3-nerviis, internis liberis; staminibus filiformibus complanatis; antheris ætate per 2 mm exsertis; ovario albido 4 mm longo, 2 mm lato; stylo tereti. Fructus subgloboso, 15 mm longo, 9-10 mm lato; seminibus parvis, nigris, albialatis.

Type : *Cremers 2670*, 10 km Est d'Ambilobe, vers Morafenobe, Madagascar (holo-, P!).

Plante charnue, glabre, croissant en touffes compactes. Feuilles crassulescentes, dressées, en rosette de 6 à 12, vertes à la base, rouge violacée à la partie supérieure, les deux teintes en mélange au milieu, les deux faces tachetées de blanc; longues de 38-40 cm, larges de 2-5 cm à la base; concaves à la face supérieure; extrémité arrondie portant quelques aiguillons blanchâtres longs de 1 mm et distants de 2-5 mm sur un liseré cartilagineux blanc de moins de 1 mm de largeur. Inflorescence dressée, simple; pédoncule grêle, long de 80-110 cm; racème lâche, long d'une trentaine de centimètres; bractées florales lancéolées, de 4 × 2 mm; pédicelle de la fleur violacé, long de 15-20 mm; corolle rouge à la base passant au rose, puis verte à la moitié supérieure, longue de 25 mm, étranglée au-dessus de la base renflée, large de 5 mm au niveau de l'ovaire, de 6 mm au niveau de la gorge; segments externes soudés sur 16 mm, à 3 nervures se réunissant à l'apex; segments internes libres, les 3 nervures très proches l'une de l'autre; étamines à filet filiforme, aplati, blanc, long de 20-22 mm; anthère longue de 2 mm; ovaire blanc, long de 4 mm et de 2 mm de diamètre, à 3 loges à sillon médian bien marqué; style dressé. Fruit dressé, subglobuleux, 15 × 9-10 mm; nombreuses graines noires à petites ailes blanchâtres, 5 × 2 mm.

Floraison de juin à août; fructification de juillet à octobre. Cultivé au Parc de Tsimbazaza à Tananarive.

Affinités :

Cet *Aloe* présente des affinités avec *A. deltoideodonta* Bak. par sa croissance, son port en touffe et ses feuilles en rosette dense et dressée. Mais il se singularise par de longues feuilles minces. Le liseré cartilagineux blanc bordant celles-ci est très étroit dans les deux espèces.

En ce qui concerne l'inflorescence les affinités sont plus grandes avec *A. viguieri* H. Perr., qui possède aussi un axe unique, un racème plus lâchement disposé, alors que chez *A. deltoideodonta* l'axe est souvent ramifié et présente des fleurs densément disposées; cependant la forme des fleurs se rapproche de celle de cette dernière espèce.

Écologie :

Cet *Aloe* vit sur un affleurement en pente douce, de grès rose très érodé, en touffes de 10 à une cinquantaine de pieds. Chaque touffe est en contre-pente d'un bloc, comme si celui-ci l'empêchait d'être emporté par le ruissellement des fortes pluies de novembre à avril (1 800 mm),

Source : MNHN, Paris

le maximum étant en janvier-février. Le reste de l'année, c'est-à-dire six mois, est sec.

Cet affleurement marque la base d'un petit massif et est visible de loin au mois d'août par la différence de teinte entre les deux types de végétation. Sur l'aire qui nous occupe, à cette époque, tout est sec. On y trouve une Mélastomatacée (en pleine floraison), une Malpighiacée, mais la plante la plus abondante est une Euphorbe coralliforme qui se rapproche de *Euphorbia analalavensis* Leandri. Dans les creux se trouvent de petites populations de *Pandanus grallatus* B.C. Stone. On remarque aussi des Orchidées, l'une terrestre du genre *Angræcum* et d'autres épiphytes comme les *Ærangis*. Sur le sol on rencontre des tapis d'*Actiniopteris australis* (L.f.) Link., et aussi une Velloziacée du genre *Xerophyta*.

Aloe peyrierasii G. Gremers, *sp. nov.*

Planta carnosa, solitaria, caule 3-4 m longo; foliis crassulescentibus viridibus, 165 cm longis, basi 12 cm latis, marginibus cartilagineis 3-4 mm, dentibus deltoideis, 3-5 mm longis, 12-27 mm se distantibus armatis; inflorescentiis 2-4 ramis, 60-75 cm altis: pedunculo compresso, 15-20 mm lato, pedunculo laterali 5-7 mm lato; racemis densis 8-10 cm longis, pedicellis gracilibus, 25-30 mm longis. Flores et fructus ignoti.

Type : *Cremers 2495*, face NW de la forêt d'Analamera (Est Anivorano Nord), Madagascar (holo-, P!).

	A. vaombe	*A. vaotsanda*	*A. helenæ*	*A. suzannæ*	*A. peyrierasii*
Plante :					
Axe	simple	simple	simple	parf. furqué	simple
Taille	2-3 m	4 m	2-4 m	3-4 m	3-4 m
Feuilles :					
Longueur	80-100 cm	100 cm	140 cm	80-100 cm	165 cm
Largeur	15-20 cm	15 cm	12-15 cm	8-9 cm	12 cm
Longueur des dents	5-6 mm	5-6 mm	2-3 mm	2 mm	3-5 mm
Distance entre les dents	15-20 mm	15 mm		8-10 mm	12-27 mm
Couleur	vert net, sans taches, dessins	vert à teinte rougeâtre	vert	vert terne	vert avec taches violacées
Inflorescences	ramifiée	ramifiée	simple	simple	ramifiée
Longueur	90 cm	50 cm	40-60 cm	300 cm	40-50 cm
Racème	ascendant	penché à oblique	dressé	ascendant	retombant
Pédoncule	comprimé 35 mm		comprimé	rond	aplati 15-20 mm
Pédicelle	12 mm		20-30 mm	28-30 mm	25-30 mm

Nous dédions cette espèce à notre ami A. Peyrieras, entomologiste à l'O.R.S.T.O.M. pour le concours qu'il nous a apporté lors de notre tournée et dont nous le remercions vivement.

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — **Aloe guillaumetii** G. Cremers : **1**, port de la plante × 1/2; **2**, fleurs à des stades différents de développement × 1.

Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — **Aloe peyrierasii** G. Cremers : forêt d'Analamera.

Plante charnue, solitaire, formant un tronc pouvant atteindre 4 m de hauteur chez les quelques rares pieds rencontrés, non ramifié. Feuilles crassulescentes, dressées quand elles sont jeunes, peu à peu retombantes (formant lorsqu'elles sont desséchées un véritable manchon le long du tronc), vert jaunâtre, tachées de violacé sur les bords, longues de 165 cm, larges de 12 cm à la base, concaves à la face supérieure, légèrement étranglées au-dessus de la base, à extrémité pointue; aiguillons violacés longs de 3-5 mm et distants de 12-27 mm sur un liseré large de 3-4 mm. Plusieurs inflorescences se développent chaque année, horizontales à retombantes

Source : MNHN, Paris

par pliure du pédoncule, celui-ci ramifié 2 à 4 fois; axe long de 40-50 cm avant la première ramification, aplati, large de 15-20 mm; axes secondaires longs de 25 cm, légèrement aplatis, larges de 5-7 mm; racèmes serrés, longs de 8-10 cm; pédicelle de la fleur long de 25-30 mm. Fleurs et fruits inconnus.

Comme on le voit dans le tableau comparatif entre les différentes espèces de grande taille à Madagascar, cette espèce se rapproche de l'*Aloe vaotsanda* R. Decary par son port, la couleur de ses feuilles, la position et la ramification des inflorescences, mais la taille des feuilles en est bien supérieure, alors que la largeur en est inférieure. Les pédicelles floraux sont 4 à 5 fois plus longs que ceux de l'*A. vaotsanda*. Il faut noter aussi la différence de milieu dans lequel vivent ces deux espèces : l'une dans le bush à Didiéréacées et autres épineux du Sud, l'autre en forêt sèche au Nord du Domaine de l'Ouest.

ÉCOLOGIE :

L'espèce pousse isolément en sous-bois dans la forêt d'Analamera (N.E. de l'île). Cette forêt est du type semi décidu et appartient au Domaine de l'Ouest. Il y a environ 8 mois de saison sèche. La pluviosité annuelle est d'environ 1 200 mm, le maximum de pluie tombant en janvier-février.

BIBLIOGRAPHIE

BOSSER, J. — Espèces et hybride nouveaux d'Aloes de Madagascar, Adansonia, ser. 2, **8** (4) : 505-512 (1968).

LAVRANOS, J. — Une nouvelle espèce d'*Aloe* (Liliacées) de Madagascar, Adansonia, ser. 2, **14** (1) : 99-101 (1974).

PERRIER DE LA BÂTHIE, H. — Les *Lomatophyllum* et les *Aloe* de Madagascar, Mém. Soc. Linn. Normandie **1** (1) : 3-59 (1926).

— Liliacées *in* HUMBERT H., Flore de Madagascar, 40e famille, 1 vol. (1938).

REYNOLDS, G. W. — Les Aloes de Madagascar, Nat. Malg. **10**, 1 vol. 156 p. (1966).

O.R.S.T.O.M. et
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 505-508, 1976.

A NEW SPECIES OF *TURRÆA (MELIACEÆ)* FROM GHANA

by J. B. HALL

RÉSUMÉ : Description d'une nouvelle espèce de *Turræa* du Ghana plus proche des espèces est-africaines que de celles déjà connues en Afrique occidentale.

SUMMARY : A new species of *Turræa* is described from Ghana, which is more closely related to some East African species than to other West African species.

***

In the second edition of the Flora of West Tropical Africa (HUTCHINSON & DALZIEL, rev. KEAY, 1 : 708, 1958), *Turræa* is represented by the following four species: *T. heterophylla* Sm., *T. vogelii* Hook. f. ex Benth., *T. leonensis* Keay and *T. pellegriniana* Keay. A further species has since been described from Ivory Coast: *T. adjanohounii* Aké Assi (Bull. Jard. Bot. Brux. **31** : 507, 1961). Recent collecting in Ghana has revealed the existence of a sixth species.

Turræa ghanensis J. B. Hall, *sp. nov.* — Pl. 1.

T. floribundæ *Hochst. affinis sed ovario dense persistente pubescenti 6-8-loculari, stigmate turbiniformi umbonato, tubo staminum appendicibus brevioribus angustioribus, fructu pubescenti minus sulcato, foliis minoribus, satis distinguenda.*

Arbor parva ad 5 m alta; truncus usque 8 cm diametro; ramuli juventute pubescentes, virides, 1-1,5 mm diametra, maturitate glabrescentes, brunnei. Folia membranacea, ovata vel elliptica, basi cuneata, apice obtuse subacuminata, margine integra vel 1-2 crenis præbentia, (3-) 6-8 cm longa, (2-) 3-4 cm lata, lamina nervisque utrinque pubescentibus haud glabrescentibus; nervi laterales utrinque circiter 6 arcuati; petiolus tenuis circiter 5 mm longus.

Inflorescentiæ racemiformes pubescentes 1-3-floræ ex axillis foliorum delapsorum in ramulis maturis sub ramulis novellis exortæ; pedunculus 1-2 mm longus; rhachis florifera 3-8 mm longa, bracteis ovatis 1-1,5 mm longis instructa; pedicelli 5-6 mm longi ad apicem rhachidis inserti. Calyx campanulatus, extus pubescens intus glaber, tubo 1,5 mm lango, lobis deltoideis acutis 1,5 mm longis. Petala 5, alba, glabra, 2,5-3 cm longa, anguste spathulata, parte proximali lineari 2 mm lata induplicata, parte distali elliptica usque 5 mm lata plana. Staminorum tubus omnino glaber, rectus anguste trambiformis, 1,5-2 cm longus, basi 1 mm apice 2,5 mm diametro, appendicibus terminalibus 1,5 mm longis profunde bifidis, lobis antheris æquantibus, 0,1-0,2 mm latis; antheræ 9-10 sessiles, ellipticæ apiculatæ, 1 mm longæ, 0,5 mm latæ, in ora tubi insertæ. Ovarium dense pubescens, ovoideum circiter

Source : MNHN, Paris

3 mm longum, 2 mm diametro, 6-8-loculare; stylus glaber 2,5-3 cm longus, 1 mm diametro; stigma turbinatum 1,5 mm longum 1,5 mm diametro, umbone papilloso 1,2 mm diametro 0,3 mm alto coronatum. Discus annularis inconspicuus.

Capsula dense patente pubescens, ante dehiscentiam subsphærica, leviter sulcata, circiter 2 cm diametro, parietibus crassis, per dehiscentiam in 4 valvis ad dimidium fissa septa aurantiaca præbens. Semina brunnea nitida reniformia, circiter 5 mm longa, 3 mm diametro, arillo aurantiaco septo adhærenti.

TYPUS : *Adjei GC 44522* (holo-, FHO; iso-, GC, K, P).

Shrub or small tree to 5 m high, much branched with slender twigs to 1.5 mm diameter. Leaves pubescent, thin, ovate or elliptic, cuneate at the base and subacuminate at the apex, margin entire, or somewhat lobed especially in young plants. The short, racemose, 1-3-flowered inflorescences (or leafy spur-shoots) develop in the late dry season from the axils of recently-fallen leaves, and the flowers open just as the young leaves of the current year's new shoots are expanding; consequently the leaves on the twigs bearing flowers are smaller than those on fruiting twigs.

Inflorescences densely pubescent, with peduncle 1-2 mm long, axis 3-8 mm long, mostly obscured by 1 mm long ovate bracts, and pedicels 5-6 mm long inserted from axils of distal bracts. Calyx pubescent, with tube 1.5 mm long, and deltoid, acute lobes 1.5 mm long. Petals white, completely glabrous, narrowly spathulate, 2.5-3 cm long, induplicate below and flat distally. Stamen tube completely glabrous, straight, narrowly trumpet-shaped, 1.5-2 cm long, up to 2.5 mm in diameter, bearing 9-10 sessile stamens on its rim. Outside the stamens and alternating with them are bifid appendages with narrow lobes of about the same length as the stamens. Ovary densely pubescent, 6-8-locular. Style completely glabrous, ending in a turbinate stigma with a shortly papillose umbo.

Fruit densely spreading-pubescent, grooved, thick-walled, splitting about half-way to reveal orange septa attached to the orange arils of the shiny, brown, bean-shaped seeds.

GHANA : *Hall & Enti GC 40249*, Akosombo, undergrowth of dry forest, sterile, 25.5.1970; *Hall GC 43628*, same locality, immature fruits, 6.5.1972; *Adjei GC 44522*, same locality, flowering, April 1973; *Hall GC 43689*, same locality, fruiting, 26.5.1975; *Hall GC 43398*, Kpandu Range Forest Reserve, margin of dry forest, sterile, 18.6.1972.

A revised key to the species of *Turræa* known from the area of the Flora of West Tropical Africa (*T. adjanohounii* is included although its status will not be certain until its flowers are better known):

1. Slender woody climbers in moist forest; leaves normally entire, nerves 7 to 12 on each side of lamina.
   2. Inflorescence 1-2-flowered, peduncle less than 1 cm long; fruit 4-valved; lateral nerves 9-12 on each side of lamina..... *T. adjanohounii*
   2'. Inflorescence to 15-flowered, peduncle about 5 cm long; fruit 5-valved; lateral nerves about 7 on each side of lamina ..... *T. vogelii*

1'. Erect shrubs or small trees, in drier forest; leaves often lobed (ex. *T. pellegriniana*); nerves c. 6 per side.
   3. Inflorescences produced from axils of fallen leaves on previous year's twigs.

Source : MNHN, Paris

Pl. 1. — **Turræa ghanensis J. B. Hall** : **1**, twig with new leafy shoots and inflorescences × 1/2; **2**, part of twig × 2.5, with inflorescence, flower, and part of a leaf showing underside; **3**, part of summit of stamen tube from outside showing appendages partly concealing the anthers × 10; **4**, part of summit of stamen tube from inside × 10; **5**, transverse section through young ovary × 20; **6**, twig with mature fruits just prior to dehiscence × 1/2; **7**, fruit half-opened × 1; **8**, seed with portion of septum attached to aril × 2.

Source : MNHN, Paris

4. Anther inserted and concealed within the crenate-margined stamen tube, which is 10 mm long and pubescent within; inflorescences up to 20-flowered; ovary glabrous, 5-locular; leaves up to 15 cm long, glabrescent ..... *T. pellegriniana*

4'. Anthers inserted at the mouth of the stamen tube, approximately equal in length to bifid appendages which are attached outside them, stamen tube 15-20 mm long, completely glabrous; inflorescences 1-3-flowered; ovary densely pubescent, 6-8-lobed; leaves pubescent, to 8 cm long ..... *T. ghanensis*

3'. Inflorescences produced from axils of existing leaves on current year's twigs.

5. Inflorescence 6-16-flowered, stamen tube 25-28 mm long, anthers about twice as long as appendages of the stamen tube; ovary 5-locular; small tree to 5 m high ..... *T. leonensis*

5'. Inflorescence 1-2-flowered, stamen tube 9-13 mm long, anthers about half as long as appendages of stamen tube; ovary 5-8-locular; shrub to 2 m high..... *T. heterophylla*

T. ghanensis is not closely related to any other of the above species, differing from all of them (so far as is known) in the following ways: 1) stamen tube completely glabrous; 2) anthers approximately equalling stamen tube appendages; 3) ovary and fruit pubescent; 4) fruit thick-walled, splitting only halfway when ripe; 5) leaves persistently pubescent on both lamina and nerves. It seems, rather, that *T. ghanensis* is more similar to a group of East and Central African species : *T. floribunda* occurring from Uganda and Kenya to South Africa appears to be its closest relative; *T. wakefieldii* Oliv. from Moçambique and *T. mombassana* Hierm ex C. DC. from Kenya are also fairly close.

The dry forest on the slopes of the Volta Gorge at Akosombo, where *T. ghanensis* occurs, is rather rich in disjunct species. Growing with it (and with strikingly similar leaves) is *Pteleopsis habeensis* Aubrév. ex Keay, otherwise known from the Bandiagara area in Mali and the Yankari Game Reserve in Northern Nigeria. *Talbotiella gentii* Hutch. & Greenway is locally dominant in the Akosombo forests; formerly thought to be endemic to Ghana it has now been discovered (R. LETOUZEY, pers. comm.) in northern Cameroun. *Acalypha neptunica* Muell. Arg., characteristic of *Talbotiella* forests in Ghana, is otherwise known only from central and eastern Africa. On rocky outcrops in forest here, and on nearby hills, is found *Ochna ovata* F. Hoffm., an East African species not known elsewhere in West Africa. The discovery of this new species of *Turræa* is thus interesting as providing further evidence of a former connection between the dry forest of coastal Ghana and similar vegetation at the other side of Africa.

Department of Botany
University of Ghana
LEGON.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 509-513, 1976.

SUR L'IDENTITÉ DU *PHYLICA (RHAMNACEÆ)* DES ILES MASCAREIGNES

par J. GUÉHO

RÉSUMÉ : Révision taxonomique du genre *Phylica* L. pour la flore des Mascareignes. Les matériaux des herbiers du Royal Botanic Gardens de Kew, du British Museum, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, du Mauritius Herbarium du M.S.I.R.I. à Réduit, île Maurice, du Centre universitaire de St-Denis à la Réunion, ainsi que les herbiers de JACOB DE CORDEMOY de Marseille et de P. RIVALS de Toulouse ont été examinés. Les études et les comparaisons que nous avons pu faire nous conduisent à penser qu'il n'y a, dans ces îles, qu'une seule espèce de *Phylica*, au demeurant assez variable; cette espèce devant être nommée *Phylica nitida* Lam.

***

LAMARCK, quand il décrivit son *Phylica nitida* dans son « Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes » (2 : 77, 1797), désigna le Cap de Bonne Espérance comme lieu d'origine de la plante, et SONNERAT comme collecteur. On trouve dans son herbier un échantillon nommé de sa main *Phylica nitida*, mais cet échantillon ne porte aucune mention du lieu d'origine ni du nom du collecteur. On y trouve une annotation, toujours de la main de LAMARCK « an *Ph. eriophoros?* ait. », qu'il a reportée dans la diagnose de l'espèce. Il ne fait pas de doute qu'il s'agit bien du type de *Phylica nitida*. LAMARCK, dans sa description des *Phylica*, dont une bonne partie récoltée par SONNERAT venait du Cap de Bonne Espérance, a pensé que cet échantillon sans indication provenait de la même localité. Or, *Philica nitida* n'a pas été trouvé depuis en Afrique et aucun échantillon africain ne peut être assimilé à cette espèce. D'ailleurs, dès 1860, W. SONDER dans HARVEY & SONDER (Flora Capensis 1 : 502), affirme que *P. nitida* n'est pas une plante du Cap et que l'on trouve des exemplaires de cette espèce, provenant de l'île Maurice, dans l'herbier WILLDENOW et dans d'autres herbiers. Plus tard, TCHIHATCHEF, dans sa traduction française de GRISEBACH « Die vegetation der Erde » (La végétation du globe 2 : 819, (1878), note que *P. nitida*, selon G. DE L'ISLE, croît en abondance à l'île de La Réunion.

Dans l'herbier de Paris on trouve de nombreux échantillons de ce *Phylica*. Des récoltes de COMMERSON, faites à la plaine des Cafres à La Réunion sont en tous points identiques au type de LAMARCK. Certains de

Source : MNHN, Paris

ces échantillons portent plusieurs étiquettes et, bien que sur deux d'entre elles la localité « Cap de Bonne Espérance » ait été portée, cette mention a été ensuite rayée par COMMERSON lui-même et remplacée par « Ile Bourbon ». Nous avons donc de bonnes raisons de penser que le type de LAMARCK est une part de la récolte de COMMERSON provenant de La Réunion.

Considérée par LAMARCK comme africaine, la plante a, aux Mascareignes, au cours des temps, reçu différents noms. BORY DE ST. VINCENT, durant son voyage à La Réunion en 1802, la récoltait entre le Côteau maigre et la Plaine des Cafres et signalait que la plante était commune dans les hauts. Dans sa relation « Voyage aux quatre îles principales des mers d'Afrique » (1804), l'attribuant à la famille des *Ericaceæ*, il la décrivit sous le nom de *Blæria leucocephala*. Un échantillon de BORY dans l'herbier de Paris peut en être considéré comme un type. Dans sa flore de La Réunion (1895), JACOB DE CORDEMOY la met à sa véritable place et fait la nouvelle combinaison : *Phylica leucocephala* (Bory) Cordemoy. Il formule aussi l'hypothése de l'identité spécifique des plantes réunionnaises et mauriciennes. A l'île Maurice, BOJER, dans son Hortus Mauritiannus (1837), nomme sans le décrire le *Phylica* local sous le vocable *P. mauritiana*. Ce binôme est validé par J. G. BAKER dans sa « Flora of Mauritius and the Seychelles » (1877). N. S. PILLANS, en 1942, révisant le genre *Phylica*, et ne tenant pas compte des indications de SONDER et de TCHIHATCHEF, ou les ignorant, continue de considérer *P. nitida* comme africain et le place en synonymie avec *P. imberbis* Berg var. *eriophoros* (Berg) Pillans. Cette synonymie ne peut à notre avis être maintenue. Il reconnaît aux Mascareignes la présence de deux espèces : *P. mauritiana* Boj. ex Baker, avec une variété : *linearifolia* Pillans, et *P. arborea* Thouars. Pour la première espèce, il donne la répartition suivante : La Réunion, Maurice et Madagascar, cette dernière localité sur la foi d'un échantillon de CHAPELIER que nous n'avons pas retrouvé. La var. *linearifolia* est dite endémique de Maurice. Quant à *P. arborea*, il est signalé aux îles Amsterdam, Tristan da Cunha, Nightingale et Inacessible et à l'île Maurice où une unique récolte aurait été faite par GROËNDAL. Le *Blæria leucocephala* Bory (*P. leucocephala*) est, lui, exclus du genre *Phylica*.

Quant à nous, nous pensons que le *Phylica* des Mascareignes, bien différent du *P. emirnensis* (Tul.) Pillans de Madagascar, n'existe pas dans cette derniére île. De même *P. arborea*, espèce distincte, n'existe pas à l'île Maurice, l'échantillon de GROËNDAL portant vraisemblablement une localité erronée. Par contre, *Blæria leucocephala* Bory est bien un *Phylica*. La description de BORY, quoique sommaire, s'applique fort bien au *P. nitida* et un échantillon de BORY, dans l'herbier de Paris, noté *Blæria* peut être pris comme type de son espéce.

La synonymie de *P. nitida* s'établit alors comme suit :

Phylica nitida Lam.

Tabl. Encycl. et Méthod. **2** : 77 (1797).

— *Blæria leucocephala* BORY, Voy. îles mers d'Afr. **3** : 172 (1804); type : *Bory s. n.*, La Réunion, P!; *syn. nov.*

Source : MNHN, Paris

— *Phylica leucocephala* (BORY) CORDEM., Flore Réunion : 414 (1895).
— *Phylica mauritiana* BOJ., Hort. Mauritianus : 70 (1837) *nom. nud.*
— *Phylica mauritiana* BOJ. ex BAKER, Flor. Maurit. Seych. : 53 (1877); type : *Bojer s. n.*, île Maurice, K!; *syn. nov.*
— *Phylica mauritiana* BOJ. ex BAKER var. *linearifolia* PILLANS, Journ. S. Afric. Bot. 8 : 16 (1942); *syn. nov.*

TYPE : s. col., s. loc., P, LA!

DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

A l'île de La Réunion, comme le signale P. RIVALS dans son étude de la végétation, *P. nitida* est caractéristique des formations arbustives d'altitude. Il existe à partir du niveau supérieur de la forêt et atteint une croissance optimale entre 1 500 et 2 000 m. Là, sur des sols généralement bien drainés, il forme avec d'autres arbustes à port plus ou moins éricoïde, dont le plus abondant est *Philippia montana* (Willd.) Klotz., un type de fourré arbustif souvent très dense. Au-dessus de 2 500 m et jusqu'à 3 000 m au Piton des Neiges, il croît çà et là sur les versants pierreux, en touffes basses, atteignant au plus 30 cm de hauteur, accompagné le plus souvent d'individus rabougris de *Stœbe passerinoides* (Lam.) Willd. On peut le trouver à plus basse altitude, au-dessous de 1 500 m; il occupe alors, le plus souvent toujours mêlé aux *Philippia*, des crêtes érodées exposées au vent.

A l'île Maurice, *P. nitida* n'est connu que de stations particulières, à des altitudes supérieures à 650 m. On le trouve sur des sols latéritiques, en milieu acide, à Pétrin et sur le flanc nord de la Montagne Laselle. Là aussi il compose avec les *Philippia* un fourré éricoïde arbustif, atteignant 1 à 2 m de hauteur.

P. RIVALS note que l'espèce fleurit bien, à La Réunion, dans l'ensemble de son aire, mais qu'elle ne fructifie ordinairement que sur les rocailles des montagnes les plus élevées. Des échantillons en fruits ont cependant été récoltés à des altitudes plus basses : Plaine des Cafres, Dos d'Ane. A l'île Maurice nous avons pu observer des fructifications assez abondantes dans les deux stations mentionnées plus haut.

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES

Phylica nitida se présente ordinairement sous la forme d'un arbuste atteignant 1,50 à 2,50 m de hauteur (rarement plus). Le tronc peut atteindre une dizaine de centimètres de diamètre. Les rameaux sont obliquement dressés et sont densément feuillés dans la partie terminale. Ce port peut varier avec l'altitude; sur les pentes du Piton des Neiges par exemple, la plante devient un sous-arbrisseau tortueux et rabougri, ne dépassant pas 30 cm de haut; ou avec la station, comme à la Plaine des Cafres, au pied du Piton Mare à Boue, où, sur dalle basaltique, en milieu très humide, il prend l'aspect d'un arbuscule de 20-30 cm, plus ou moins plaqué contre la roche (*Bosser 21760*, P!). A l'île Maurice, on le trouve le plus souvent sous forme d'un arbuste ne dépassant jamais 2 m de hauteur.

Source : MNHN, Paris

Si le pétiole varie relativement peu, des variations importantes affectent le limbe foliaire. Elles concernent la taille, qui peut passer pour la longueur, de 0,4 à 1,3 cm, la forme, qui va d'étroitement ovale à linéaire oblongue, la pilosité plus ou moins dense, plus ou moins longue, la texture plus ou moins coriace. Ces caractères sont liés d'une part à la physiologie de la plante et d'autre part aux conditions écologiques. Sur une même plante, les feuilles des rejets vigoureux sont plus grandes, plus pileuses et ont une forme différente de celles des rameaux âgés. Ceci est nettement visible sur l'échantillon *Friedmann 2200*, P!, récolté au Morne des Patates à Durand à La Réunion. Les pousses vigoureuses sont extrêmement pubescentes, soyeuses, blanchâtres, plus épaisses, à feuilles atteignant 1,3 cm de longueur, d'abord étroitement ovales, à marges peu révolutées, puis linéaires oblongues à marges plus fortement enroulées. La face inférieure est couverte d'un tomentum blanc, persistant; la face supérieure d'une pubescence apprimée, finalement caduque. Les rameaux sénescents sont plus grêles, glabrescents, noirâtres, à feuilles plus petites de 0,5-1 cm de longueur, linéaires oblongs, à marges étroitement révolutées; la face supérieure est glabrescente.

Pour ce qui est de l'influence des conditions écologiques, on constate que les plantes vivant à altitude moyenne (1 500 m) à La Réunion, ont des feuilles de plus grande dimension que celles vivant à plus basse altitude. A l'île Maurice où la plante se trouve à des altitudes nettement inférieures (650-700 m) la taille des feuilles des rameaux âgés est réduite par rapport aux plantes réunionnaises. A altitude élevée, au-dessus de 2 200 m (Nez de Bœuf à la Plaine des Cafres, Piton des Neiges) où la plante est soumise à des conditions climatiques plus rigoureuses (gelées d'hiver, vents violents) les feuilles sont plus courtes, très coriaces et les pousses sont densément pileuses, cette pilosité semblant persister longtemps sur la face supérieure des feuilles, alors qu'elle est rapidement caduque à plus basse altitude.

Sur la fleur et le fruit nous n'avons observé que peu de variations. Tout au plus peut-on dire que le limbe du pétale peut être orbiculaire ou largement ovale et l'onglet obtriangulaire ou linéaire oblong.

Étant donné les observations faites, l'existence de tous les intermédiaires entre les extrêmes indiqués, nous avons été conduit à considérer qu'il n'existe qu'une seule espèce de *Phylica* aux îles Mascareignes, et qu'il n'était guère possible d'établir valablement des divisions infraspécifiques, tout au moins dans l'état actuel de nos connaissances.

Matériel étudié :

Ile Maurice : *Bajer s. n.*, au Grand Bassin, dans les montagnes, type de *Phylica mauritiana* Boj. ex Baker, K; *Colville Barclay 408*, Pétrin, K; *Commerson s. n.*, s. loc., P; *Guého 11231*, Pétrin, MAU; *16045*, montagne Laselle, MAU; *Lorence 16227*, Pétrin, MAU; *Vaughan 10990*, Pétrin, MAU. — La Réunion : *Alphonsine, serv. forest. s. n.*, plaine des Salazes, P; *Armange s.n.*, s. loc., P; *Balfour s. n.*, s. loc., K; *Barbier s. n.*, s. loc., P; *Barthe s. n.*, médecin de la frégate La Sybille, s. loc., P; *Boivin 209*, s. loc.; *1383*, Brûlé du Grand Bénard; *s.n.*, plaine des Cafres, P; *Bory de St. Vincent s.n.*, s. loc., type de *Blæria leucocephala*, P; *Bosser 9356*, plaine des Cafres, P; *11541*, gîte du volcan; *21265*,

Source : MNHN, Paris

21265 bis, crêtes de Dos d'Ane, P.; *21760*, piton Mare à boue, plaine des Cafres, P; *Cadet 1433*, planèze du Grand Bénard; *3775*, la Grande Montagne St. Denis; *4257*, chaîne du bois de Nèfles, hauts de la rivière St. Louis, Herb. Réunion; *Chabouis s.n.*, route du volcan, P; *Colville Barclay 465* et *508*, plaine des Cafres, MAU; *Commerson s.n.*, hauts de la plaine des Cafres, août 1771, P; *Coode 4545*, s. loc., K; *Cordemoy 32*, s. loc.; *s.n.*, s. loc., MARS; *Delessert s.n.*, s. loc., P; herb. *Desvaux 138*, plaine des Cafres, P; *Du Petit-Thouars s.n.*, s. loc., P; *Frappier 305, 306, 307, 308*, s. loc., P; *Friedmann 648, 1571, 1735*, Dos d'Ane, P; *2200*, Morne des Patates à Durand, P; *Geay 9157*, s. loc., P; *Giraudy s.n.*, s. loc., P; *Guého 15276*, Dos d'Ane, MAU; *Lorence 15708*, forêt de Bébour, MAU; *15709*, sentier du piton des Neiges, MAU; *Monin s.n.*, s. loc., P; *Morat 2761, 2764*, Nez de Bœuf, plaine des Cafres, P; *Richard 164*, s. loc.; *147*, s. loc., P; *Rivals s.n.*, Plaine des Chicots; *s.n.*, sentier forestier au-dessus du Piton des Neiges; *s.n.*, Piton des Neiges, au-dessus de la caverne Dufour; *s.n.*, Roche écrite; *s.n.*, Piton des Neiges; *s.n.*, Guillaume les Hauts, Herb. *Rivals* TL; *Staub 13007*, sentier du Piton des Neiges, MAU; *Terrier, serv. forest. s.n.*, Plaine des Cafres, P; *Wiche 1701*, la grande montée, entre Plaine des Palmistes et Plaine des Cafres, MAU; *Anonyme s.n.*, s. loc., type de *Phylica nitida*, P, LA.

Bibliographie

Baker, J. G. — Flora of Mauritius and the Seychelles, Londres (1877).

Bojer, W. — Hortus Mauritianus; île Maurice (1837).

Bory de St Vincent, J. B. — Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique, Paris (1804).

Cadet, Th. — Étude sur la végétation des hautes altitudes de l'île de La Réunion (Océan Indien), Vegetatio **29** (2) : 121-130 (1974).

Commerson, Ph. — Manuscrits inédits, Muséum Hist. Nat. Paris.

Cordemoy, E. J. de. — Flore de l'île de La Réunion, Paris (1895).

Johnston, M. C. — *Rhamnaceæ*, *in* Milne-Redhead & Polhill, Flora of Tropical East Africa (1972).

Lamarck, J. B. — Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature **2** (1797).

Perrier de la Bâthie, H. — Rhamnacées, *in* Humbert, Flore de Madagascar, 123e famille (1950).

Pillans, N. S. — The genus *Phylica* Linn., Journ. S. Afric. Bot. **8** : 1-164 (1942).

Rivals, P. — Études sur la végétation naturelle de l'île de La Réunion, Toulouse (1952).

Sonder, W. — *Rhamnaceæ*, *in* Harvey & Sonder, Flora Capensis **1** (1860).

Tchihatchef. — La végétation du globe (Traduction de Grisebach, Die vegetation der Erde) **2** (1878).

Vaughan, R. E. — Catalogue of the flowering plants in the herbarium, Bull. Maur. Inst. **1** (1) : 1-120 (1937).

Vaughan, R. E. & Wiche, P. O. — Studies on the Vegetation of Mauritius. I. A preliminary survey of the plant communities, Journ. Ecol. **25** : 289-343 (1937).

— The structure and development of the uplant climax forest, Journ. Ecol. **29** : 127-160 (1941).

Mauritius herbarium
M.S.I.R.I., Ile Maurice.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 515-529, 1976.

OBSERVATIONS SUR LES VARIATIONS MORPHOLOGIQUES SAISONNIÈRES DE QUELQUES LABIÉES MALGACHES

J.-L. GUILLAUMET & A. CORNET

Quelques espèces malgaches de Labiées saxicoles présentent deux types de feuilles trés différentes : feuilles crassulescentes en saison séche et feuilles « normales », non crassulescentes, en saison des pluies.

Nous avons étudiés trois espèces qui montrent ce phénoméne à des degrés différents.

La première espéce, *Burnatastrum lanceolatum* (Boj. ex Benth.) Briq., montre en saison sèche des feuilles plus petites et plus charnues qu'en saison humide; elles ont une section presque circulaire et présentent un léger aplatissement de la face supérieure (Pl. 2, *7* et *8*). Les deux types de feuilles se succèdent au rythme des saisons sur les mêmes rameaux (Pl. 2, *1*); en saison humide, les entrenœuds s'allongent et les inflorescences apparaissent. Cette plante est très commune sur les rochers des hautes terres malgaches.

La seconde espèce appartient au genre *Solenostemon* par les caractéres de son calice. Elle n'est assimilable à aucun autre *Solenostemon* décrit, et nous la considérons comme nouvelle : *Solenostemon veyretæ* J.-L. Guillaumet & A. Cornet *sp. nov.* [1]. Le dimorphisme foliaire est beaucoup plus marqué que chez *Burnatastrum lanceolatum* (Boj. ex Benth.) Briq. En saison humide les entrenœuds sont longs avec des feuilles normales, verticillées par trois (Pl. 4, *1*); en saison séche, les feuilles petites, sessiles, très charnues, grossièrement triangulaires et dentées, densément pubescentes et glanduleuses apparaissent très serrées les unes contre les autres par rèduction des entrenœuds; elles aussi sont verticillées par trois (Pl. 4, *2* et *3*).

En fin de saison des pluies, après la fructification, les rameaux longs se desséchent et tombent; les rameaux de saison séche apparaissent soit directement de la souche, soit par transformation de très jeunes rameaux longs. A la saison humide, ils reprendront leur croissance et les petites

1. Se reporter à l'analyse taxonomique constituant la 2e partie de ce travail.

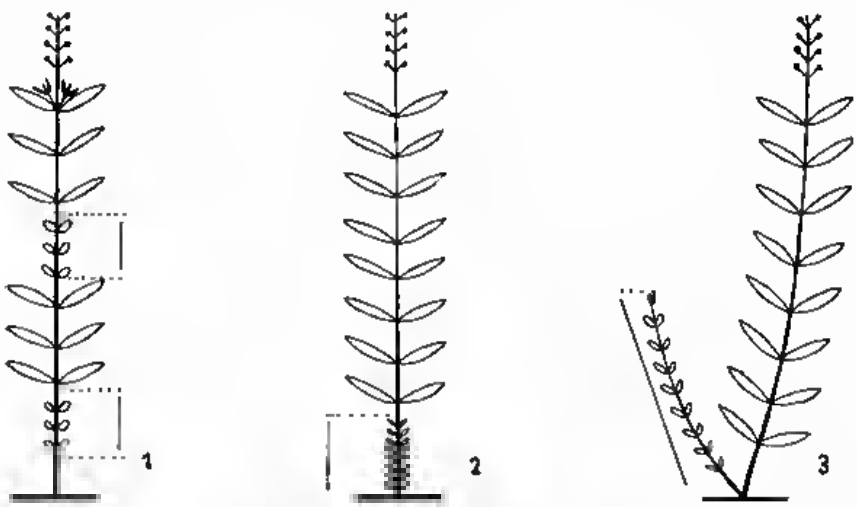
Source : MNHN, Paris

feuilles charnues tomberont rapidement avec l'allongement de l'axe destiné à fleurir.

La troisième espèce est également un *Solenostemon*, *S. rutenbergianus* (Vatke) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov* [1]. La différenciation foliaire, si elle est moins spectaculaire, est encore plus achevée que dans les espèces précédentes ; les deux formes sont entièrement séparées sur la plante. En saison des pluies, celle-ci ne présente que des rameaux à entrenœuds allongés, avec des feuilles normales non crassulescentes (Pl. 3, *1*); les rameaux de saison sèche sont à entrenœuds plus courts et porteurs de feuilles, verticillées par 3, très charnues, densément pileuses et glanduleuses (Pl. 3, *2*). Ces rameaux ne portent jamais de fleurs, celles-ci n'apparaissent que sur le type à feuilles normales; quelques-uns peuvent persister pendant la saison humide; ils apparaissent normalement sur de jeunes rameaux de saison humide.

Ces trois espèces montrent une progression dans l'alternance des deux formes saisonnières : chez *Burnatastrum lanceolatum* (Boj. ex Benth.) Briq., les deux phases se succèdent plusieurs fois sur le même rameau; une seule fois chez *Solenostemon veyretæ* J.-L. Guillaumet et A. Cornet, le rameau disparaissant après la fructification; enfin *Solenostemon rutenbergianus* (Vatke) J.-L. Guillaumet & A. Cornet présente deux sortes de rameaux qui ne vivent normalement que l'espace d'une saison. Ces trois phénocycles [2] sont représentés schématiquement sur la planche 1.

On peut considérer *Burnatastrum lanceolatum* comme un chaméphyte et les deux *Solenostemon* comme des hémicryptophytes.



Pl. 1. — Phénocycles : 1, **Burnatastrum lanceolatum** (Boj. ex Benth.) Briq.; 2, **Solenostemon veyretæ** J.-L. Guillaumet & A. Cornet; 3, *S. rutenbergianus* (Vatke) J.-L. Guillaumet & A. Cornet.

1. Se reporter à l'analyse taxonomique constituant la 2e partie de ce travail.
2. J.-F. Leroy (1972, p. 350) propose « ... sans trop la définir la notion de phénocycle en botanique pour désigner les périodes de caractère cyclique et régulier au cours desquelles s'édifie et se renouvelle le corps végétatif et génératif de la plante ».

Source : MNHN, Paris

Enfin deux échantillons présentent des caractéristiques intermédiaires : *J. Bosser 17590* (Rochers entre Mandritsara et Befandriana-nord, janvier 1963) semble bien appartenir à l'espèce *Solenostemon rutenbergianus*, à quelques différences morphologiques près, mais son type de développement est à rapprocher de celui de *S. veyretæ ;* au contraire, le spécimen *H. Perrier de la Bâthie 10421* a des rameaux de saison sèche comparables à ceux de *S. rutenbergianus* et se rattache à *S. veyretæ* par sa morphologie.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

Nous avons tenté de connaître les facteurs écologiques responsables de cette alternance de formes; notre choix s'est porté sur *Solenostemon veyretæ* qui possède l'avantage de réunir successivement les deux phases, morphologiquement très tranchées, sur le même rameau.

Cinq lots ont été constitués :

I. — Atmosphère humide et sol maintenu à la capacité de rétention.
II. — Atmosphère humide et sol maintenu au 1/3 de la capacité de rétention.
III. — Atmosphère sèche et sol maintenu à la capacité de rétention.
IV. — Atmosphère sèche et sol maintenu au 1/3 de la capacité de rétention.
V. — Témoin cultivé en conditions naturelles.

NOTE : Atmosphère humide, soit une humidité relative variant de 90 à 100 %. Atmosphère sèche, soit une humidité relative variant de 60 à 70 %; bien que différente de la précédente, elle est encore élevée.

La capacité de rétention en eau du sol est maintenue, au maximum ou à 1/3 par arrosage tous les 7 jours.

Les conditions extérieures (lot V) sont variables, avec des valeurs extrêmes de 40 et 100 % et 10 journées où, à 12 h, l'humidité relative est inférieure à 50 %.

TABLEAU 1. — HUMIDITÉ RELATIVE MOYENNE MENSUELLE (en %)

	Décembre 1972	Janvier 1973	Février 1973	Mars 1973
7 h	80	88	89	87
12 h	57	68	66	63
17 h	67	77	73	75

Durant cette période, saison des pluies à Tananarive, l'humidité au sol est restée supérieure à la moitié de sa capacité de rétention.

Lors de la mise en expérience, le 20 novembre 1972, les plantes possédaient toujours les feuilles de saison sèche, mais à l'extrémité des rameaux, les premières feuilles de saison humide commençaient à apparaître.

Par la suite, quels que soient les lots, les feuilles et les rameaux de

Source : MNHN, Paris

saison humide se sont développés et les feuilles de saison sèche sont tombées.

La croissance s'est poursuivie jusque vers le 5 mars 1973, date à laquelle apparurent dans tous les lots les premières fleurs.

TABLEAU 2. — TAILLE MOYENNE DES PLANTES A LA FLORAISON

Lot I	Lot II	Lot III	Lot IV	Lot V
50 à 60 cm	40 cm	30 cm	15 cm	> 80 cm

A l'intérieur des lots I, II, III et IV, les tailles sont très homogènes contrairement au témoin (V). Ceci peut provenir des possibilités d'enracinement meilleures en pleine terre. Pour les quatre premiers lots, les tailles sont en liaison directe, d'abord avec l'humidité atmosphérique, ensuite avec l'humidité du sol.

On a observé en même temps l'apparition des premiers rameaux de saison sèche :

— le 5 avril { I, II } 3 plantes sur 4 ont donné des pousses de saison sèche.
III. — 2 plantes sur 4.
IV. — 0 plante sur I.

— le 24 mai, toutes les plantes de tous les lots ont donné des pousses de saison sèche.

Nous avons mesuré l'indice de sclérophyllie, $\frac{\text{poids de matière sèche (mg)}}{\text{unité de surface (cm}^2\text{)}}$ pour les différents lots. Les prélèvements, 5 échantillons sur chaque plante de chaque lot, ont été réalisés à l'emporte-pièce sur les feuilles du quatrième nœud avant l'inflorescence.

On a ajouté un sixième lot (V') constitué par les feuilles de saison sèche en conditions naturelles.

L'étude statistique de comparaison des moyennes par le test de KEULS montre que l'on peut répartir nos 6 lots de plantes en 4 groupes : V', V, I; III; II; IV.

Entre les groupes, la différence est significative au seuil de $P = 0{,}05$; à l'intérieur des groupes, les différences ne sont pas significatives.

RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Le dimorphisme raméal n'est pas lié à l'âge de la plante et la forme de saison sèche ne peut pas être assimilée à une forme de jeunesse.

La forme de saison sèche est un véritable xérophyte, elle en présente les caractéristiques morphologiques : réduction des entrenœuds et des

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3. — INDICE DE SCLÉROPHYLLIE (mg/cm²)

Feuilles de saison humide					Feuilles de saison sèche
Lot I	Lot II	Lot III	Lot IV[1]	Lot V	Lot V'
2,68	1,65	1,86	1,94	5,73	43,3
2,55	1,43	2,89	1,62	5,57	49,8
1,83	1,25	2,04	1,83	5,71	41,2
1,43	1,51	2,15	1,43	4,33	49,8
2,76	1,96	2,34	1,62	6,13	54,2
1,67	1,86	2,23		5,81	50,5
1,59	2,09	2,68		5,28	65,7
1,83	1,33	1,73		5,42	52,0
2,65	1,35	2,79		5,44	72,2
2,28	1,49	1,99		6,34	75,1
2,87	1,73	2,50		4,91	42,6
2,23	2,28	2,23		5,15	73,6
2,79	1,73	2,55		5,79	70,8
2,92	1,81	2,50		5,63	54,9
2,84	1,43	1,73		5,89	69,3
2,81	1,33	2,65		5,76	67,9
2,50	1,73	2,28		4,99	69,3
2,28	1,65	2,60		6,03	53,4
3,03	1,67	1,73		3,98	68,6
2,39	1,78	1,70		5,20	67,1
Moyenne $\overline{X}_I = 2,40$	$\overline{X}_{II} = 1,65$	$\overline{X}_{III} = 2,26$	$\overline{X}_{IV} = 1,69$	$\overline{X}_V = 5,14$	$\overline{X}_{V'} = 59,6$

1. Le lot IV a perdu une partie importante de son effectif à la suite d'une erreur d'arrosage.

feuilles, augmentation de la pilosité, indice de sclérophyllie élevé et crassulescence des feuilles.

L'humidité du sol a une action significative sur l'indice de sclérophyllie.

L'apparition des feuilles de saison humide et la floraison est indépendante de l'humidité du sol et de l'air, qui n'intervient que sur la taille des plantes à la floraison; ce déclenchement pourrait dépendre d'un facteur écologique (durée d'éclairement?) ou d'un rythme interne.

Le phénomène de variation morphologique saisonnière chez les Labiées de ce groupe semble jouer un rôle particulièrement important à Madagascar. Il existe dans d'autres régions du monde, notamment en Afrique du Sud, mais il n'est pas apparu dans le groupe important d'Afrique occidentale dont plusieurs espèces sont pourtant saxicoles.

Nous avons indiqué qu'il devait exister des formes intermédiaires

Source : MNHN, Paris

entre le second et troisième phénocycle. A l'extrême, nous avons vu une espèce encore indéterminée qui possède en permanence des feuilles crassulescentes; ce pourrait être, sans qu'il y ait pour cela filiation évolutive, une fixation de la forme de saison sèche telle qu'elle est représentée chez *Burnatastrum lanceolatum*, où la forme de saison des pluies aurait complètement disparu.

Ainsi tout se passe comme si des plantes, non spécialisées à l'origine, étaient arrivées par un moyen original à surmonter les conditions de sécheresse de certains milieux de Madagascar.

NOTE TAXONOMIQUE SUR QUELQUES *OCIMOIDEÆ-PLECTRANTHINÆ* (LABIÉES) DE MADAGASCAR

En cherchant à identifier les espèces dont nous venons d'analyser les variations morphologiques, nous avons été amené à analyser le matériel malgache de *Plectranthus* l'Herit. et *Coleus* Lour. Il nous est apparu que la position générique de beaucoup de ces espèces était à revoir. Il est évident que le complexe formé par les genres *Plectranthus*, *Coleus* et voisins ne pourra être éclairci que par l'étude de l'ensemble du matériel connu; cependant le statut des espèces malgaches peut être résolu en se basant sur les récentes études du matériel africain de J. K. Morton (1962), E. Launert (1968) et L. E. Codd (1971).

Les limites génériques sont essentiellement fondées sur les caractères morphologiques floraux et très précisément ceux du calice. Ce découpage est sans doute artificiel et d'autres liens, non encore mis en évidence, existent peut-être entre ces genres, mais il a le mérite d'établir des catégories dans un ensemble très complexe. Et puisque ces catégories permettent de classer les espèces malgaches, nous ne reviendrons pas sur leurs limites et leurs positions relatives.

Les conceptions génériques adoptées ici sont celles de J. K. Morton (1962), parce qu'elles nous paraissent d'une grande clarté.

Les espèces malgaches se répartiraient dans quatre genres :

PLECTRANTHUS L'Hérit. (1784)

Par leur calice campanulé à lobe supérieur largement ovale et décurrent sur le tube, lobes moyens acuminés, non réduits, et lobes inférieurs acuminés séparés l'un de l'autre, huit espèces malgaches se rattachent bien au genre *Plectranthus*. Ce sont :

Plectranthus canescens Benth.

Lab. gen. et sp. : 33 (1832-36); type : *Bojer s.n.*, Madagascar, in sylvis Bé-fouroun, K, P!

Source : MNHN, Paris

Pl. 2. — **Burnatastrum lanceolatum** (Boj. ex Benth.) Briq. : **1**, rameau stérile × $^3/_5$; **2**, inflorescence × $^2/_3$; **3**, fleur; **4**, fruit; **5**, étamine; **6**, ovaire; **7**, feuille de saison sèche; **8**, feuille de saison humide.

Source : MNHN, Paris

Plectranthus hexaphyllus Bak.

Journ. Soc. Linn. **25** : 341 (1888); type : *R. Baron 1799*, K!

Plectranthus hoslundioides Sc. Elliot

Journ. Soc. Linn. **29** : 44 (1890); type : *G.F. Scott Elliot 2645*, K, P!

Plectranthus longiflorus Benth.

Lab. gen. et sp. : 33 (1932-36); type : *Bojer s.n.*, in sylvis Bé-fouroun K, P!

Plectranthus madagascariensis (Pers.) Benth.

Lab. gen. et sp. : 37 (1832-36).
— *Ocimum madagascariense* PERSOON, Syn. **2** : 135 (1807); type : *Commerson 266*, P!
— *Plectranthus villosus* SIEB. ex BENTH., Lab. gen. et sp. : 38 (1832-36), *nom. inval.*

Plectranthus melleri Bak.

Journ. bot. **20** : 243 (1882); type : *Meller 127*, K!

Plectranthus mocquerysii Briq.

Ann. Conserv. et Jard. bot. Genève : 233 (1898); type : *A. Mocquerys 239*, G!

Plectranthus vestitus Benth.

Lab. gen. et sp. : 32 (1832-36); type : *Bojer s.n.*, in sylvis vastis provinci Bézon-Zông insule Madag., K!

BURNATASTRUM Briq. (1897)

Le genre *Burnatastrum* a été créé par J. BRIQUET (1897) à partir d'une section du genre *Plectranthus*, dont il se distingue par le calice courbé et renflé à maturité, muni de petites dents triangulaires presque égales, et l'inflorescence (Pl. 2).

Nous ne voyons aucune différence significative entre les deux espèces malgaches, ni dans les organes reproducteurs, ni dans les parties végétatives hormis des différences de dimensions d'autant moins importantes que les échantillons sont plus nombreux. Il nous paraît donc justifié de les réunir sous un même nom :

Burnatastrum lanceolatum (Boj. ex. Benth.) Briq.

Pflanzenfam. **4** (3a) : 358 (1897).
— *Plectranthus lanceolatus* BOJ. ex BENTH., Lab. gen. et sp. : 40 (1832-36); type : *Bojer s.n.*, Antoungoun, P!
— *Plectranthus lavanduloides* BAK., Journ. Soc. Linn. **20** : 230 (1882), *syn. nov.* type : *R. Baron 938*, K!

Source : MNHN, Paris

Pl. 3. — **Solenostemon rutenbergianus (Vatke) J.-L. Guillaumet & A. Cornet** : **1**, rameau fleuri avec feuilles de saison humide × 2/3; **2**, rameau de saison sèche × 2/3 ; **3**, fleur; **4**, étamine; **5**, ovaire; **6**, fruit.

Source : MNHN, Paris

— *Plectranthus burnati* BRIQ., Bull. herb. Boiss. **2** : 124 (1894); type : *Goudot s.n.*, env. de Tananarive 1839, G!
— *Burnatastrum lavanduloides* (BAK.) BRIQ., Pflanzenfam. **4** (3a) : 358 (1897), *syn. nov.*

SOLENOSTEMON Schum. (1827)

Les caractères utilisés par J. K. MORTON (1962 : 252-253) pour redéfinir clairement le genre sont le calice à deux lèvres, une supérieure ovale et décurrente sur le tube, une inférieure formée par la fusion des deux lobes inférieurs, ovales et entiers ou échancrés, ou en forme de lanière et fourchus au sommet, les lobes latéraux étant réduits ou deltoïdes.

Seule la section *Coleoidea*, lobes inférieurs du calice soudés à la base mais séparés et acuminés au sommet et lobes latéraux deltoïdes ou triangulaires et émoussés, serait représentée à Madagascar.

Deux espèces malgaches de *Plectranthus* et tous les *Coleus* (5) sont des *Solenostemon:* les lobes inférieurs soudés, acuminés, mais séparés au sommet, les lobes latéraux qui, s'ils ne sont pas exactement triangulaires, n'en sont pas moins émoussés et beaucoup plus réduits, le montrent à l'évidence.

Solenostemon cymosus (Bak.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Plectranthus cymosus* BAK. Journ. Linn. Soc. **21** : 434 (1885); type : *Baron 2250*, P!

Solenostemon rutenbergianus (Vatke) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Plectranthus rutenbergianus* VATKE, Bremen Abh. 9 : 135 (1885); type : *Rütenberg s.n.*, nahe des Itasi-sees, 19.12.1877, non vu.

Les collections de RÜTENBERG furent déposées à Brême, puis auraient ensuite été transférées à Iéna, mais le type de *Plectranthus rutenbergianus* n'a pas été retrouvé dans ces villes, ni ailleurs. La description de VATKE nous permet cependant de le reconnaître surtout par le caractère de son limbe « ... basi cordatis abrupte in petiolum longe decurrentibus... » (Pl. 3) qui le distingue sans conteste de toutes les autres espèces malgaches décrites, même si les dimensions des différents organes ne coïncident pas exactement quand nous savons leur variabilité!

Contrairement à l'opinion de W. VATKE, nous ne pensons pas que cette espèce soit proche de *Plectranthus hexaphyllus* Baker dont l'attribution générique est indiscutable.

L'échantillon que nous avons étudié est *F. Friedmann s.n.*, rochers de la région d'Ambalavao, 1969, P, K, TAN.

Le type avait été récolté près du lac Itasy, le 19 décembre 1877, par le Dr Diedrich Christian RÜTENBERG, né à Brême le 18 juin 1851, arrivé à Vohémar le 3 octobre 1877 et assassiné par ses domestiques et porteurs le 25 août suivant, près du fleuve Maningoza au sud du Cap Saint-André.

Source : MNHN, Paris

Durant ces quelques mois, D. C. RÜTENBERG avait récolté 605 espèces végétales, dont 5 genres nouveaux et 168 espèces ou variétés nouvelles (Fr. BUCHENAU, 1882 et 1894).

Solenostemon bernieri (Briq.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Coleus bernieri* BRIQ., Bull. herb. Boiss. **2** : 128 (1894); type : *Bernier 147*, K, P!

Solenostemon bojeri (Benth.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Coleus bojeri* BENTH., Lab. gen. et sp. : 52 (1832-36); type : *Bojer s.n.*, Bé-lani-mena, K, P!

Solenostemon goudotii (Briq.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Coleus goudotii* BRIQ., Bull. herb. Boiss. **2** : 126 (1894); type : *Goudot s.n.*, env. de Tananarive, 1839, G!

Solenostemon gracilifolius (Briq.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Coleus gracilifolius* BRIQ., Bull. herb. Boiss. **2** : 127 (1894); type : *Goudot s.n.*, Fito (Ambanivoula), 1833, G!

Solenostemon paniculatus (Pers.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Ocimum paniculatum* PERS., Syn. **2** : 135 (1807); type : *Commerson s.n.*, Madagascar, P!
— *Coleus persoonii* BENTH., Lab. gen. et sp. : 55 (1832-36).

Nous rappelons pour l'espèce suivante la synonymie établie par J. K. MORTON :

Solenostemon rotundifolius (Poir.) J. K. Morton

Journ. Linn. Soc. 58 : 272 (1962).
— *Germanea rotundifolia* POIR. *in* LAM., Enc. méth. bot. **2** : 763 (1812).
— *Coleus rotundifolius* (POIR.) A. CHEV. & E. PERROT, Vég. util. Afr. trop. **1** : 101, 119 (1905).
— *Coleus rotundifolius* (POIR.) A. CHEV. & E. PERROT var. *nigra* A. CHEV., Exp. bot. Afr. occ. : 520 (1920).
— *Coleus dysentericus* BAK., Kew. Bull. : 10 (1894).
— *Coleus salagensis* GÜRKE, Engl. Jahrb. **19** : 220 (1894).
— *Plectranthus coppinii* CORNU, C.R. Acad. Paris **130** : 1268 (1901).
— *Coleus pallidiflorus* A. CHEV., Journ. bot., ser. 2, **2** : 112-128 (1909) et Exp. bot. Afr. occ. : 519 (1920).

Ce n'est pas sans hésitations, enfin, que nous sommes amenés à décrire une nouvelle espèce, conscients de pouvoir être abusés par l'importance du dimorphisme foliaire dont on ne trouve nulle trace sur aucun des échantillons types des espèces décrites antérieurement mais qui a pu échapper aux récolteurs, comme ce fut le cas si la plante que nous assimilons à

Source : MNHN, Paris

Plectranthus rutenbergianus correspond bien au type de VATKE. Rappelons cependant que si on peut ne pas voir les feuilles de saison sèche sur cette plante, parce qu'elles sont situées sur des rameaux différenciés absents en saison sèche, il n'en est pas de même pour notre plante où elles se trouvent à la base des rameaux florifères et qui, bien que caduques, laissent des traces.

Des *Solenostemon* malgaches décrits, *S. rotundifolius* (Poir.) J. K. Morton se distingue par ses tubercules souterrains; *S. rutenbergianus* (Vatke) J.-L. Guillaumet & A. Cornet par son limbe décurrent sur le pétiole; *S. bojeri* (Benth.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet par les faibles dimensions de ses organes et sa taille qui en font une petite plante gracile vraisemblablement d'endroits humides et ombragés. Les cinq autres espèces sont très proches entre elles, ainsi que de notre plante; on ne peut que regretter l'insuffisance et la médiocrité du matériel qui a servi à établir toutes ces «espèces» dont aucune donnée écologique ou géographique ne vient compléter la connaissance. Il est bien vraisemblable que toutes ces espèces devraient être réunies. Aucun travail ne sera possible avant une étude soigneuse sur le terrain; notre nouvelle espèce a au moins le mérite d'être représentée par un matériel abondant accompagné d'observations exemplaires (*J. Bosser 17591*, *H. Perrier de la Bâthie 2364* et *10415*).

Solenostemon veyretæ J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *sp. nov.*

Herba perennis multicaulis; caules tempore sicco internodiis brevibus et foliis parvis (1,3-2 cm × 2-2,5 cm) angulato-ovatis, breviter petiolatis, carnosis, crenatis obtusis, tempore humido caulibus floriferis (40-80 cm) internodiis longis (3-4 cm) et foliis angulato-ovatis (3-4,5 × 5-7 cm), non carnosis, petiolatis (3-5 cm), crenato-serratis, successi, Racemus laxus basi compositus, verticillis 3-7-floris. Bractea foliacea minuta caduca. Calyx glandulosus (1-2 mm). Corolla 17-20 mm longa. Calyx sub fructu persistens (5-6 mm).

TYPE : *Y. Veyret 1154*, août 1969, Manasamody, Nord-Ouest de Madagascar, P, K, TAN. Cultivé au jardin botanique de Tsimbazaza à Tananarive (Pl. 4).

Nous dédions cette espèce à Mlle VEYRET, botaniste à l'O.R.S.T.O.M., qui récolta cette plante et en ramena des souches que nous pûmes observer en culture.

AUTRES ÉCHANTILLONS : *J. Bosser 17591*, janvier 1963, rochers entre Mandritsara et Befandriana-nord (feuilles de saison humide et de saison sèche); *R. Decary 2263*, 7-11-1923, environs de Bekodaka (forme de saison sèche avec départ de la forme de saison humide); *H. Perrier de la Bâthie 2364* Ambatomahitso, Haut Bemarivo (feuilles de saison humide seulement mais feuilles de saison sèche observées et décrites); *10415*, août 1907, Haut Bemarivo (feuilles de saison humide et de saison sèche); *10447*, mars 1910, montagnes du Haut Bemarivo, Ambatomahy (feuilles de saison humide).

H. Perrier de la Bâthie 10421 (mai 1904, Mont Ambohibenga, Ambohitsoisy, Milonja) présente une forme de saison sèche beaucoup moins condensée que le type ou les échantillons précités.

NOTE : Cette plante a été figurée sous le nom *Æolanthus* sp. dans KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, Ph. — Flore et végétation de Madagascar : 547, *tab. 34* (1974).

Source : MNHN, Paris

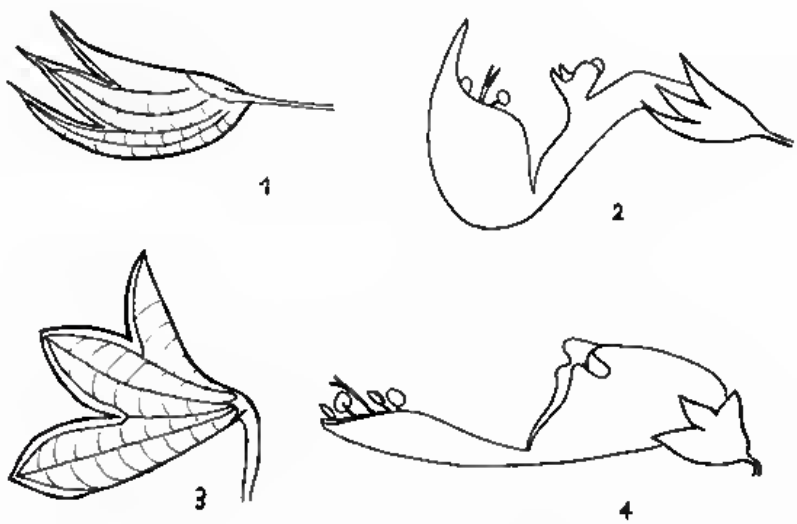
Pl. 4. — **Solenostemon veyretæ** J.-L. Guillaumet & A. Cornet : **1**, rameau fleuri avec feuilles de saison humide × $^{2}/_{3}$; **2**, rameau de saison sèche × $^{2}/_{3}$; **3**, apparition des feuilles de saison humide sur un rameau de saison sèche × $^{2}/_{3}$; **4**, fleur; **5**, ovaire; **6**, fruit; **7**, étamine.

Source : MNHN, Paris

ISODICTYOPHORUS Briq. (1917)

L'espèce décrite par BAKER sous le nom de *Plectranthus albidus* se distingue de toutes les espèces du groupe par les caractères floraux. C'est incontestablement une *Ocimoideæ* (style gynobasique, calice à 5 lobes presque égaux, corolle bilabiée, 4 étamines incluses dans la lèvre inférieure) et plus spécialement une *Plectranthinæ* par cette lèvre inférieure très développée, beaucoup plus grande que la supérieure et renfermant les étamines.

Elle présente tous les caractères du genre *Isodictyophorus* créé par BRIQUET pour une espèce de l'Afrique de l'ouest (Mém. Soc. Bot. Fr. **8** : 285-286, 1917), en particulier le calice à 5 dents presqu'égales, tri-nervées-réticulées, inséré obliquement sur le pédicelle et la corolle bilabiée avec une lèvre inférieure très large et deux petits lobes latéraux réduits. Elle n'en diffère que par un calice campanulé-rotacé (campanulé dans l'espèce connue) et la corolle pratiquement droite (très nettement coudé vers le haut). Ce ne sont que des caractères mineurs et nous assimilons *Plectranthus albidus* au genre *Isodictyophorus* (Pl. 5).



Pl. 5. — **Isodictyophorus reticulatus** (A. Chev.) J. K. Morton : **1**, calice; **2**, fleur — **I. albidus** (Bak.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet : **3**, calice; **4**, fleur.

Isodictyophorus albidus (Bak.) J.-L. Guillaumet & A. Cornet, *comb. nov.*

— *Plectranthus albidus* BAK., Journ. Soc. Linn. **25** : 341 (1888); type : *Baron 5230*, K, P!

C'est un buisson ou un arbrisseau haut de 1 à 2 m alors que l'espèce ouest africaine est une herbe sous-frutescente.

Il est indéniable cependant que les deux espèces font partie d'un même ensemble morphologique, le genre *Isodictyophorus*, dont la répartition poserait alors un problème biogéographique du plus haut intérêt si elle n'était pas le reflet de l'insuffisance de connaissance dans ce groupe de Labiées.

Source : MNHN, Paris

Une interprétation possible serait l'absence d'affinités directes entre ces deux plantes dont la similitude résulterait d'une évolution morphologique indépendante à partir du complexe *Plectranthus-Solenostemon*. Cette hypothèse est d'autant plus justifiée que ce phénomène semble exister par ailleurs; ainsi la tendance à réaliser le type *Burnatastrum* à Madagascar et en Afrique avec une espèce reconnue comme telle (*B. spicatum* (E. Mey.) Briq.) et une autre (*Plectranthus myrianthus* Briq.) qui n'en semble pas bien éloignée (J. K. Morton, 1962, p. 245), ou encore l'acquisition d'un mécanisme de résistance à la sécheresse dans les catégories génériques différentes comme nous l'avons montré.

Bibliographie

Briquet, J. — *Labiatæ in* Engler & Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien **4** (3a) : 348-363 Leipzig (1897).

Buchenau, Fr. — *Reliquiæ Rutenbergianæ* I. Einleitung, Abh. nat. Ver. Bremen **7** : 1-4 (1882).

— Christian Rutenberg's Ende, Abh. nat. Ver. Bremen **13** : 87-90 (1894).

Chevalier, A. & Perrot, Em. — Les pommes de terre des pays chauds (*Coleus* à tubercules alimentaires) *in* Les Végétaux utiles de l'Afrique tropicale française **1**, (1), IV : 100-152 (1965).

Codd, L. E. — Generic limits in *Plectranthus*, *Coleus* and allied genera, Mitt. Bot. Staatssamml. München **10** : 245-252 (1971).

Launert, E. — Miscellaneous notes on *Labiatæ*, Mitt. Bot. München **7** : 295-307 (1968).

Leroy, J.-F. — Prospections des caféiers sauvages de Madagascar : sur deux espèces sympatriques du nord, Adansonia, ser. 2, **12** (3) : 345-358 (1972).

Morton, J. K. — Cytotaxonomic studies on the West African *Labiatæ*, J. Linn. Soc., Bot. **58** (372) : 231-282 (1962).

Vatke, W. — *Reliquiæ Rutenbergianæ* II. Abh. nat. Ver. Bremen **9** (1885).

O.R.S.T.O.M. Tananarive
et Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - Paris.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, **15** (4) : 531-536, 1976.

NOTES CYPÉROLOGIQUES :

24. *MAPANIA PARADOXA*, NOUVEAUTÉ DE GUYANE

par J. RAYNAL

RÉSUMÉ : Description d'une espèce de *Mapania* physionomiquement voisine de *M. sylvatica* mais aux caractères floraux très originaux posant un problème de délimitation générique.

SUMMARY: A new *Mapania* is described, superficially resembling *M. sylvatica*. However it exhibits very peculiar features of the inflorescence bearing on a problem of generic circumscription.

***

En 1970, le Pr MANGENOT me soumettait un spécimen de *Mapania* récolté en Guyane française. Un examen trop hâtif me le fit classer à l'époque comme *M. sylvatica* Aublet. En effet, l'absence de feuilles basilaires développées, réduites à des gaines sans limbe (cataphylles) pourprées embrassant la base des tiges, conférait à cet échantillon un port jusque-là considéré comme caractéristique de la sect. *Mapania*.

Cette section ne compte que deux espèces, *M. sylvatica*, espèce-type du genre, abondante et depuis longtemps connue de Guyane, et sa vicariante occidentale *M. assimilis* Koyama, récemment décrite de Colombie, et dont le statut spécifique peut être contestable : des quelques différences invoquées par KOYAMA (**7**) certaines sont inexistantes (souche « rampante », commune en fait aux deux espèces) ou très faibles (différences de taille et de pilosité des glumes). L'aspect offert par les fruits semble un meilleur critère : mats et ornés de lignes ramifiées nettement en relief chez *M. sylvatica*, ils sont presque lisses, brillants, chez *M. assimilis*. Cependant un échantillon récent de Guyane, *F. Hallé 1064*, montre aussi de tels akènes lisses et brillants. Aussi serait-il peut-être judicieux, étant donné la faiblesse des caractères différentiels, de revenir à la conception d'une espèce unique répartie du Brésil au Costa Rica, tout en conservant les deux taxons comme races géographiques vicariantes.

D'autre part, la plante africaine décrite par CHERMEZON (**1**), sous le nom de *M. gabonica* a été souvent citée (KOYAMA, **7**, **8**, **9**) comme bel exemple des relations biogéographiques afro-américaines. Ces auteurs l'ont considérée comme distincte de *M. sylvatica*. Pourtant, des observations réitérées

Source : MNHN, Paris

m'ont convaincu que, à moins de caractères particuliers dans la fructification, encore inconnue, de la plante africaine, il n'y a aucune différence spécifique appréciable entre ces deux taxons traités en conséquence comme synonymes (J. RAYNAL, **12**). Il s'agit bien, des deux côtés de l'Atlantique, d'une seule et même espèce, dont l'écologie forestière exigeante rend improbable une introduction récente; cela ne fait que renforcer l'intérêt biogéographique d'une plante qui, de chaque côté de l'océan, demeure inchangée depuis peut-être fort longtemps.

Revenons au matériel du Pr MANGENOT. Superficiellement donc très semblable à *M. sylvatica*, il s'en distingue néanmoins par des bractées involucrales beaucoup plus longues ainsi que par une inflorescence composée de plusieurs épis cylindriques d'importance égale, comme dans les sect. *Pycnocephala* ou *Cephaloscirpus* et non, comme dans la sect. *Mapania*, d'un épi principal unique ovoïde accompagné ou non, à sa base, de 1-3 épis satellites plus petits. L'importance de ces deux caractères, pourtant différentiels, m'avait d'abord échappé; celle du second, en particulier, était masquée par l'existence, dans divers herbiers étrangers, de spécimens de la sect. *Pycnocephala* faussement identifiés *M. sylvatica*.

C'est donc avec surprise que j'ai constaté lors d'un examen plus approfondi du matériel de G. MANGENOT que les caractères de l'inflorescence et des fruits de cette plante en faisaient une espèce inédite, simulant *M. sylvatica*, mais ne pouvant entrer dans la section *Mapania* à moins d'en modifier sérieusement la définition.

Mapania paradoxa J. Raynal, *sp. nov.*

Herba perennis rhizomate breviter repente sympodiali. Caulis erectus trigonus lævis 40-60 cm altus, basi cataphyllis elaminatis papyraceis subacutis carinatis atropurpureis conspicuis, supremis 8-10 cm longis, vestitus. Bracteæ involucrales 3 foliaceæ virides erecto-patentes inflorescentiæ basin involventes, lamina lineari-lanceolata 25-35 cm longa, 28-35 mm lata, basi cuneata, apice longe acuminato-subcaudata, margine scabra, nervo medio infra elevato, nervillis minute tessellatis.

Inflorescentia e 4-10 spicis fusiformibus æqualibus ca. 10 × 3-4 mm sessilibus confertis constructa. Squamæ brunneæ oblongæ apice subabtusæ 5-6,5 × 2 mm. Spiculæ 5,5-6 mm longæ, squamellis 4 linearibus membranaceis, exterioribus lateralibus 2 carina ciliatis, interioribus medianis 2 glabris. Stamina 3 ad axillis squamellarum lateralium et anterioris inserta. Anthera unica linearis albida haud bene explicata tantum visa, ceteræ jam delapsæ. Grana pollinis ovoidea 22-23 × 19-20 μ. Stylus longe bifidus, nonnisi facie interiore stigmatum papillosus. Achænium lenticulare compressum, 1,5-1,7 × 1,2-1,4 × 0,9 mm, margine paulo incrassato-carinatum, apice breviter mucronatum, testa viridi-grisea nitida tenuissime puncticulata. Vide tab. 1.

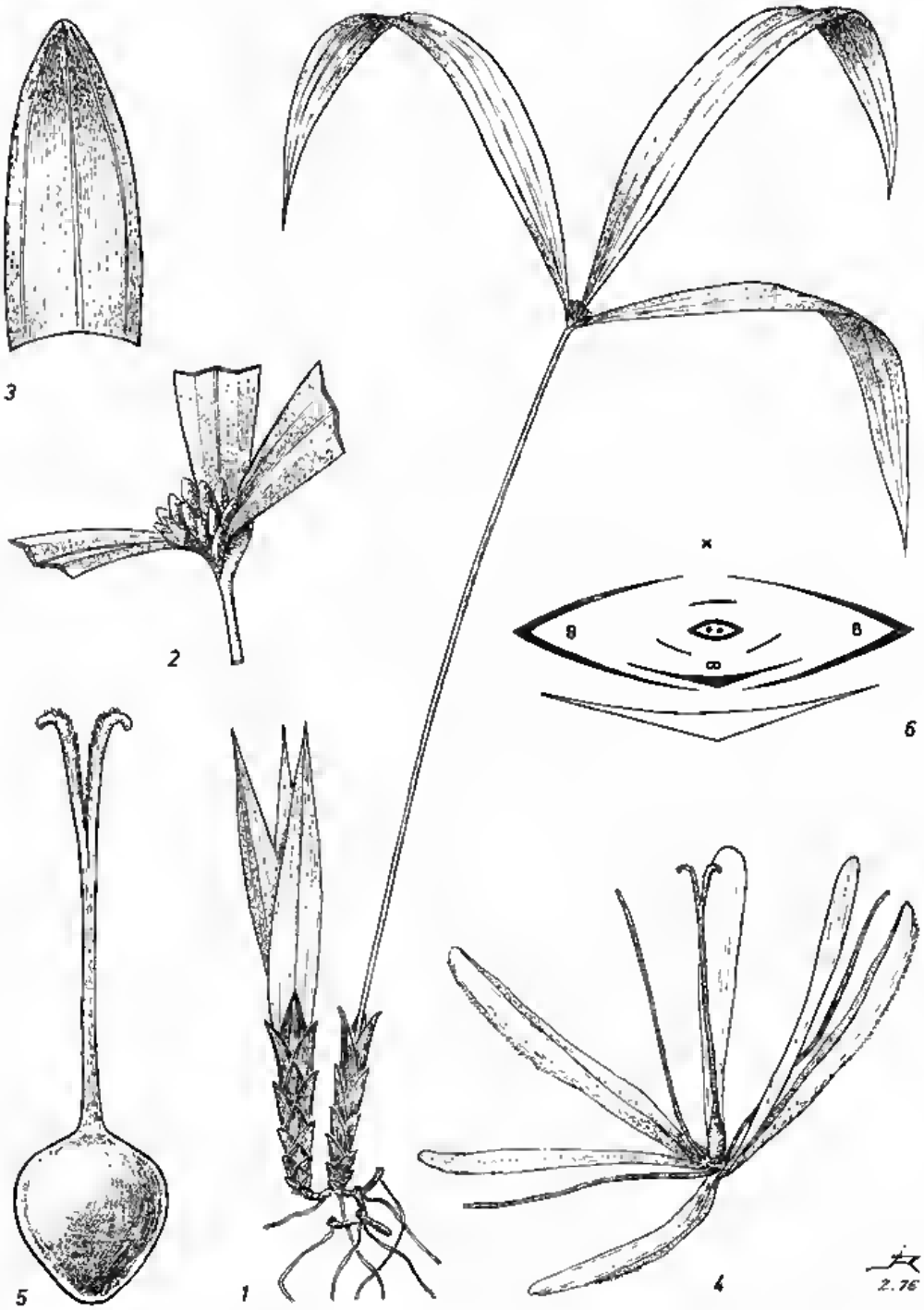
Species habitu M. sylvaticam *Aubl. valde simulans, sed bracteis longioribus linearibus nec ovatis, spicis æqualibus 4-10 et præcipue spiculæ structura et achænii figura omnino distincta.*

TYPUS : *G. Mangenot 3*, e Guyana gallica, loco dicto « Crique Grégoire », anno 1970, P!

Specimen alterum sterile : *Deward 7*, eod. loc., 17.5.1971, P!

Comme chez *M. sylvatica* et *M. assimilis*, la souche de cette espèce est sympodiale, les tiges se succédant à une distance de 1-2 cm, construisant un rhizome horizontal à ramification pseudo-dichotome, comme chez de

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Mapania paradoxa** J. Rayn. (*Mangenot 3*, type) : **1**, vue générale × 1/4; **2**, inflorescence × 1,5; **3**, glume × 7,5; **4**, dissection de l'épillet × 7,5; **5**, akène et style × 15; **6**, diagramme de l'épillet. Dessin de J. Raynal.

Source : MNHN, Paris

nombreuses Zingibéracées. Les cataphylles concolores d'un pourpre fonce sont, d'aprés les notes de DEWARD, gorgées d'eau sur le vif; d'aprés ces mêmes notes la tige atteindrait une taille de 1 m, mais il s'agit sans doute de la taille totale de la plante, y compris les longues bractées obliquement dressées; leur limbe vert foncé à la face supérieure est beaucoup plus pâle en dessous.

Chez les *Mapania* l'épillet offre un stade d'évolution à mi-chemin entre l'inflorescence et la fleur; c'est un très bon exemple d'*état préfloral* avancé (EMBERGER, 3; NOZERAN, 11).

On a en effet :

— un axe subnul, assimilable à un réceptacle floral;

— un diagramme fixe, avec, en succession centripéte, un cycle de pièces axillantes (= périanthe externe), un cycle d'étamines á l'aisselle de ces piéces (= androcée) en alternance avec un cycle interne de pièces stériles (= périanthe interne) et, au centre, une fleur ♀ unique (= gynécée);

— un rapport numérique entre les pièces des différents cycles, qui sont soit triméres [1] (sect. *Mapania*), soit diméres (sect. *Pycnocephala*), pour ne parler que des espéces américaines.

Le caractère tout à fait nouveau et paradoxal de la nouvelle espéce est que, quoique à cycles diméres, son épillet montre constamment 3 étamines, la squamelle interne antérieure axillant une étamine.

Oú classer *Mapania paradoxa?* Par son port on en ferait aisément un nouveau membre de la sect. *Mapania* aux côtés des *M. sylvatica* et *M. assimilis*. Mais ce serait obéir á un caractére unique (feuilles basilaires sans limbe) spectaculaire, mais dont l'importance taxonomique, en tout état de cause, est certainement moindre que la structure de l'inflorescence; la perte des limbes basilaires est vraisemblablement plus aisée, génétiquement parlant, que la réduction du plan inflorescentiel du type 3 au type 2. Par ailleurs, le fruit de *M. paradoxa* ressemble beaucoup á ceux de la sect. *Pycnocephala*, et c'est, je pense, dans cette section qu'il faut placer la nouvelle espèce, malgré la persistance de la 3e étamine médiane, témoin d'une évolution imparfaite vers le type dimére.

Cette fertilité vestigiale du cycle interne devrait faire exclure la nouvelle espèce du genre *Mapania*, pour la rapprocher des genres monospécifiques *Exocarya* (Australie) ou *Mapaniopsis* (confins vénézuélo-brésiliens). Ces deux genres ont des inflorescences diffuses, non contractées en tête; ils ne ressemblent physionomiquement pas aux *Mapania*, dont ils ne sem-

1. La description donnée par KOYAMA (7) de l'épillet des *Mapania* et genres voisins est en désaccord à la fois avec les diagrammes donnés par la plupart des cypérologues (CLARKE, 2; UITTIEN, 13; KERN, 5; LOROUGNON, 10) et l'observation des faits : KOYAMA distingue, dans tous les cas, les *deux* pièces externes latérales comme à part, suivies de soit 2 soit 4 pièces internes, avec dans ce dernier cas la pièce inférieure fertile (fl. monandre). Le fait que, dans les épillets à 6 pièces, la pièce médiane externe, postérieure, soit à la fois fertile et à nervure médiane ciliée au moins vers le haut, suffit à mon avis à l'assimiler aux deux pièces latérales externes, avec lesquelles elle constitue bien un *cycle externe trimère*, entourant de façon alterne un cycle interne également trimère, exactement comme dans une *fleur* de *Colchicum* ou de *Juncus*, l'actinomorphie en moins... Plus généralement, il n'y a donc pas deux pièces externes puis soit 2 soit 4 pièces internes, mais bien toujours deux cycles isomères comptant chacun soit 3 soit 2 pièces.

Source : MNHN, Paris

blent pas pouvoir dériver phylétiquement; il était normal que le diagramme différent de leur épillet les ait fait distinguer au rang générique [1]. Par contre, *Mapania paradoxa*, par tous ses caractères, excepté cette étamine surnuméraire, est bien affine des autres *Mapania* sud-américains; elle dérive certainement d'un *Mapania* trimère inconnu, sans doute disparu (ancêtre commun avec la sect. trimère *Mapania?*), et constitue probablement un rameau latéral du chaînon ayant conduit aux vrais *Pycnocephala*. Il n'en reste pas moins que l'existence de cette espèce ne peut pas ne pas remettre en discussion le statut des genres *Mapaniopsis* et *Exocarya*.

Les Mapanioïdées, groupe certainement ancien, nous donnent l'exemple d'une évolution très réticulée, dont seuls des chaînons fragmentaires nous parviennent aujourd'hui, préservés dans les lambeaux d'une forêt dense humide vierge que ces plantes n'ont pu quitter, lambeaux malheureusement de plus en plus menacés et morcelés. Il n'est pas étonnant, dans ces conditions, que le découpage de genres vraiment naturels reflétant l'enchaînement phylétique y soit très aléatoire, et que les classifications y soient contestées et éphémères. Devant une telle situation, en effet, deux attitudes sont possibles : ou bien ne distinguer que quelques grands genres à définition large, ou bien élever au rang générique de petits groupes homogènes mais correspondant si possible à des rameaux phylétiques véritables dont on peut imaginer les interrelations dans le temps et dans l'espace. Cette seconde attitude, nettement plus fructueuse, n'est pas encore applicable dans les Mapanioïdées en raison des lacunes de nos connaissances; la classification actuelle reste bâtarde et provisoire, de même que la position de l'espèce ici décrite. Il est à souhaiter que des observations nouvelles viennent permettre la construction d'une taxonomie fondée sur des faits originaux venant relayer une morphologie à court d'arguments.

Bibliographie

1. Chermezon, H. — Cypéracées nouvelles du Gabon, Bull. Soc. Bot. Fr. **77** : 275-279 (1930).
2. Clarke, C. B. — Illustrations of *Cyperaceæ*, 144 pl. (1909).
3. Emberger, L. — *in* Chadefaud, M. & Emberger, L., Traité de botanique systématique. II. Les végétaux vasculaires, fasc. 1, 755 p., Paris (1960).
4. Holttum, R. E. — The spikelet in *Cyperaceæ*, Bot. Review **14** (8) : 525-541 (1948).
5. Kern, J. H. — New look at some *Cyperaceæ* mainly from the tropical standpoint, Adv. Science **19** (78) : 141-148 (1962).
6. Koyama, T. — Classification of the family *Cyperaceæ* (1), Journ. Fac. Sc. Univ. Tokyo, Bot. **8** (1-3) : 37-148 (1961).
7. — *Cyperaceæ-Mapanioideæ*, Mem. N.Y. Bot. Gard. **17** (1) : 23-79 (1967).
8. — *Diplacrum africanum* newly found in Tropical America, Rhodora **73** (793) : 159-160 (1971).
9. — *Cyperaceæ-Rhynchosporeæ* and *Cladieæ*, Mem. N.Y. Bot. Gard. **23** : 23-89 (1972).
10. Lorougnon, G. — Contribution à l'étude des Hypolytrées de Côte d'Ivoire, Thèse 3e cycle, 57 p., Paris (1963).

1. En 1961, Koyama (6) a inclus *Mapaniopsis* et *Thoracostachyum* dans *Mapania ;* aujourd'hui (7) il semble qu'il rétablisse *Mapaniopsis* au rang générique, tout en gardant *Thoracostachyum* comme section de *Mapania ;* les raisons de ce choix ne sont pas clairement explicitées.

Source : MNHN, Paris

11. NOZERAN, R. — Contribution à l'étude de quelques structures florales (essai de morphologie comparée), Ann. Sc. Nat., Bot., ser. 11, **16** : 1-224 (1955).
12. RAYNAL, J. — Notes cypérologiques : XIII. Variation curieuse d'un *Mapania* africain, Adansonia, ser. 2, **8** (3) : 411-415 (1968).
13. UITTIEN, H. — Studies in *Cyperaceæ-Mapanieæ*. I. A revision of *Thoracostachyum*, Rec. Trav. Bot. Néerl. **33** : 133-140 (1936).

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 537-542, 1976.

NOTES CYPÉROLOGIQUES :

25. LE GENRE *SCHŒNOPLECTUS*
I. SUR QUELQUES ESPÈCES SUD-AFRICAINES

par J. RAYNAL

RÉSUMÉ : L'introduction rappelle l'histoire du genre et la nécessité de le distinguer aujourd'hui. Trois espèces sud-africaines affines, jusqu'ici confondues, sont définies et comparées.

SUMMARY: After a foreword recalling the history and value of the genus, three South African species, closely related and hitherto merged, are compared and distinguished from one another.

***

Au sens large traditionnel, le genre *Scirpus* est essentiellement défini par des caractères *négatifs*, des absences de spécialisation morphologique : stylobase non différenciée, soies hypogynes non pétaloïdes, épillet non distique, à glumes toutes fertiles... Rien d'étonnant dans ces conditions qu'ainsi *Scirpus* soit un rassemblement passablement hétéroclite de taxons dissemblables n'ayant en commun que ce plan floral sans originalité.

Encore faut-il se demander si l'apparente simplicité du diagramme floral n'est pas parfois le résultat d'une évolution complexe aux nombreuses étapes. De même que les Mapanioïdées présentent une gamme de diagrammes, de l'inflorescence complexe indéfinie de *Scirpodendron* au stade préfloral défini de *Mapania*, homologue de la fleur de *Fuirena*, de même on peut interpréter la série des diagrammes observables chez les *Cyperoideæ* comme un second cycle de contractions et de simplifications conduisant de l'épillet de *Fuirena* à la fleur de *Scirpus squarrosus*, espèce représentant en fait un genre *Rikliella* (J. RAYNAL, 7) très éloigné des véritables *Scirpus s. str.* (proches, eux, des *Fuirena*).

L'hétérogénéité des anciens *Scirpus* est apparue dès le début du XIXe siècle, mais le manque de critères autres que morphologiques rendait la plupart des découpages proposés assez artificiels et peu convaincants. C'est pourtant de cette époque que datent des genres tels qu'*Isolepis* R. Br., *Eleogiton* Link, *Blysmus* Panzer. A la fin du siècle dernier les études anatomiques de PALLA et RIKLI mirent en évidence de nouvelles différences,

Source : MNHN, Paris

amenant PALLA (5, 6) à découper *Scirpus* en reprenant plusieurs genres anciens et en élevant au rang générique d'anciennes sections, créant ainsi en particulier le genre *Schœnoplectus* (Reichenbach) Palla. Ce genre regroupe d'assez nombreuses espèces joncoïdes, c'est-à-dire à feuilles pratiquement réduites à leur gaine, la fonction photosynthétique étant remplie par les tiges et les bractées involucrales.

Sans doute ces efforts taxonomiques n'entraînèrent-ils pas l'adhésion des cypérologues « classiques », tels que CLARKE, KÜKENTHAL et CHERMEZON, qui continuèrent de considérer *Scirpus* dans un sens large, et dont l'autorité justifiée a sans doute joué un rôle dans le maintien d'une position prudemment conservatrice. Depuis environ trente ans la division de *Scirpus* proposée par PALLA est pourtant réapparue çà et là dans des ouvrages floristiques tempérés; rien n'était cependant fait à l'échelle monographique mondiale, quand VAN DER VEKEN (8) apporta par ses travaux embryographiques en 1965 une argumentation de poids en faveur de l'éclatement du genre; sans pousser ses résultats jusqu'à leur conclusion taxonomique logique, l'auteur montre clairement quels groupes possèdent un type d'embryon homogène et méritent une individualisation taxonomique.

Le genre *Schœnoplectus* est caractérisé par un type d'embryon très évolué qui, s'ajoutant aux critères morphologiques et anatomiques, suffit parfaitement à le faire accepter aujourd'hui; en ce qui concerne l'Afrique tropicale, LYE (3) a ainsi forgé un certain nombre de binômes couvrant les espèces est-africaines.

Les auteurs sont en général unanimes sur la délimitation de groupes d'espèces au sein de *Schœnoplectus*; ils le sont beaucoup moins quant au rang taxonomique et aux noms à attribuer à ces groupes, qui peuvent se définir ainsi :

— Plantes cespiteuses (*Actæogeton*, *Supini*).

— Plantes à rhizome rampant et soies hypogynes scabres (*Schœnoplectus*) ou plumeuses (*Pterolepis*).

C'est à dessein que, dans cet article préliminaire, ces groupes ne sont pas présentés sous un statut nomenclatural formel.

Le présent article concerne des espèces sud-africaines de la sect. *Schœnoplectus*. En Afrique tropicale cette section est principalement représentée par *Sch. corymbosus* [1] dont l'aire s'étend jusqu'en Asie; restent plus étroitement cantonnés à l'Afrique orientale et méridionale *Sch. muricinux* [2], dont *Sch. confusus* (N.E.Br.) Lye n'est peut-être pas spécifiquement distinct, et *Sch. rogersii* (N.E.Br.) Lye, qui ne quitte guère la région zambésienne.

En Afrique du Sud, en dehors de *Sch. muricinux* représenté par de nombreuses récoltes et présentant comme *Sch. rogersii* et *Sch. confusus*

1. **Schœnoplectus corymbosus** (Roth ex Roem. & Sch.) J. Rayn., *in* B. PEYRE DE FABRÈGUES & J.-P. LEBRUN, Catal. Pl. Vasc. Niger : 343 (1976).
— *Isolepis corymbosa* ROTH ex ROEM. & SCH., Syst. 2 : 110 (1817), *non* PRESL 1830.
— *Scirpus corymbosus* HEYNE ex ROTH 1821, *nom. illeg.*, *non* L.
— *Schœnoplectus brachyceras* (HOCHST. ex A. RICH.) LYE, 1971.
— *Schœnoplectus inclinatus* (DEL. ex BARBEY) LYE, 1971.

2. **Schœnoplectus muricinux** (C. B. Cl.) J. Rayn., *comb. nov.*
— *Scirpus muricinux* C. B. CLARKE, Bot. Jahrb. 38 : 135 (1905).

Source : MNHN, Paris

des akènes transversalement ridés, on rencontre des *Schœnoplectus* à akène lisse — voisins en cela de *Sch. corymbosus* — tous réunis par C. B. CLARKE (1) sous le nom de *Scirpus paludicola* Kunth. L'examen du matériel correspondant des herbiers de Paris et de Londres (K, BM) me conduit à reprendre une distinction proposée il y a près de 140 ans, mais abandonnée par CLARKE, peut-être par suite d'une confusion nomenclaturale à l'origine.

En effet, en 1836, NEES VON ESENBECK (4) décrivit un *Isolepis decipiens* dépourvu (d'oú son nom) de soies hypogynes bien développées. L'année suivante KUNTH (2) reprenait l'espèce de NEES, mais décrivait également, dans la même page, un *Isolepis paludicola* fondé sur un spécimen de DRÈGE; dans le même ouvrage il créait d'après un autre spécimen de DRÈGE pourvu, lui, de soies hypogynes bien développées, un *Scirpus paludicola* qui, malgré l'homonymie d'épithéte, n'a donc rien á voir avec l'*Isolepis*. Cette homonymie malencontreuse sera peut-être pour beaucoup dans les confusions ultérieures. Toujours dans l'*Enumeratio Plantarum*, KUNTH décrit enfin une troisième Cypéracée scirpoïde, mais dans le genre *Ficinia* en raison d'un bourrelet prononcé á la base de l'akène, pris pour un disque hypogyne; il n'est en fait constitué que par les bases confluentes de soies hypogynes abortives, comme le reconnaîtra CLARKE (1) qui placera ce *Ficinia pulchella* dans la synonymie de *Scirpus paludicola*, ainsi qu'*Isolepis paludicola*, réunissant ainsi sous un seul taxon les trois espéces distinguées par KUNTH.

En créant dans le genre *Schœnoplectus* des combinaisons spécifiques nouvelles, PALLA (5) n'a pas explicitement indiqué leurs basionymes; certes, son article entier traitant d'un démembrement du genre *Scirpus*, on est en droit de considérer que, sauf indication contraire, les basionymes sont des *Scirpus*, ce qui permet ainsi de considérer ses combinaisons comme validées par référence indirecte [1].

Pourtant tous les basionymes de ces combinaisons ne sont pas des *Scirpus*. Ceux appartenant à d'autres genres sont, à certains endroits de l'article de PALLA, explicités, ainsi *Dichostylis pygmæa*, basé sur un *Cyperus*, ou *D. congesta*, fondé sur un *Fimbristylis*; dans les *Schœnoplectus* cependant, la liste des combinaisons ne fait aucune référence particulière; la plupart des basionymes sont bien des *Scirpus*, mais « *Sch. senegalensis* (Hochst.) » est visiblement fondé non sur *Scirpus senegalensis* Lam., mais bien sur *Isolepis senegalensis* Hochst. ex Steud., 1854. Dans ce cas l'application de l'Art. 32 du Code International de Nomenclature Botanique semble inévitable : PALLA ne fait aucune référence, même indirecte, au basionyme,

1. Comme l'indique l'Index Kewensis (Suppl. 1), le genre *Schœnoplectus* a bien été créé par PALLA en 1888 dans le compte-rendu de la communication de ses travaux à la Société zoologique et botanique de Vienne (5). Mais l'Index Kewensis fait état de 8 combinaisons spécifiques publiées au même endroit. En réalité, si PALLA cite bien 8 espèces de *Scirpus* entrant dans le nouveau genre, aucun des binômes correspondants n'est exactement formulé (Code International de Nomenclature Botanique, Art. 33). Trois de ces binômes (*Sch. tabernæmontani*, *triqueter* et *mucronatus*) seront validement publiés la même année par KERNER, Sched. Fl. Austr.-Hung. 5 : 89-91; les autres combinaisons ne seront explicitées, donc validées, qu'en 1889 (6); aux 8 espèces « européennes » déjà citées PALLA ajoute 9 espèces « extra-européennes » dont les noms, comme le souligne LYE (3), n'ont pas été repris par l'Index Kewensis.

Source : MNHN, Paris

et *Schœnoplectus senegalensis* doit être considéré comme validé tout récemment [1].

Le cas de « *Sch. paludicola* (Kunth). Vom Kap » est légèrement différent. A mon avis, c'est *Scirpus paludicola* Kunth qui doit être considéré comme le basionyme de ce nom; cependant l'existence d'un *Isolepis paludicola* Kunth, également du Cap, mais nomenclaturalement non synonyme, laisse planer une certaine ambiguïté sur l'intention véritable de PALLA, d'autant que son *Sch. senegalensis* figure à la ligne précédente. La combinaison *Sch. paludicola* réclame sans doute elle aussi une validation dans le présent article.

D'après une note manuscrite sur l'échantillon *Dieterlen 1335* dans l'herbier de Kew, TURRILL avait bien vu la valeur spécifique de *Ficinia pulchella* Kunth, auquel il avait donné un nom resté inédit, et la définition suivante : « affinis *S. paludicola* Kunth sed nucibus multo minoribus differt ».

C'est à A. E. SCHUYLER que nous devons, après 70 ans de confusion, d'avoir à nouveau distingué, lors d'un examen des collections de Paris qui contiennent les deux isotypes, les espèces *Scirpus paludicola* et *Isolepis paludicola* (*comm. verb.*, 1966). Il semble être revenu depuis sur cette opinion (*in litt.*, 1975); celle-ci me paraissant pourtant assez fondée, et ces espèces réclamant un statut nomenclatural sous *Schœnoplectus*, je donne ci-dessous les caractères distinctifs, la synonymie et la répartition géographique des trois espèces étudiées :

CLEF DES ESPÈCES

1. Soies hypogynes 6, toutes développées, égalant presque l'akène. Glumes longues de 2,2-2,4 mm, concolores ferrugineuses à reflets dorés. Akène noir luisant de 1,3-1,6 mm ..... *Sch. paludicola*
1'. Soies hypogynes nulles, rudimentaires ou seulement 1-2 brèves.
   2. Glumes longues de 2,5-3 mm, discolores, paille à sommet pourpré, mucronées-aristées. Soies hypogynes 0-2 brèves. Akène de 1,3-1,5 mm, terne ..... *Sch. decipiens*
   2'. Glumes courtes (1,5 mm) brunes, submutiques. Soies hypogynes nulles réduites à un bourrelet clair sous l'akène noir luisant de 0,7-0,9 mm ..... *Sch. pulchellus*

Schœnoplectus decipiens (Nees) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Isolepis decipiens* NEES, Linnæa **10** : 157 (1836).
— *Isolepis paludicola* KUNTH, Enum. Pl. **2** : 198 (1837). Type : *Drège 3959 a* (iso-, P!).
— *Scirpus paludicola* auct. *non* KUNTH : C. B. CL., Fl. Cap. **7** : 230 (1898), *p.p.*

SYNTYPES : *Ecklon & Zeyher s.n.*, entre Boschmanskloof et Gaurit R., Zwellendam (iso-, P! K!); *Ecklon & Zeyher s.n.*, Zwartkops R.

1. **Schœnoplectus senegalensis** (Hochst. ex Steud.) Palla ex J. Rayn., *in* B. PEYRE DE FABRÈGUES & J.-P. LEBRUN, *l.c.* : 344 (1976).
— *Isolepis senegalensis* HOCHST. ex STEUD., Syn. Cyp. : 96 (1855).
— *Schœnoplectus jacobi* (FISCHER) LYE, 1971.

Source : MNHN, Paris

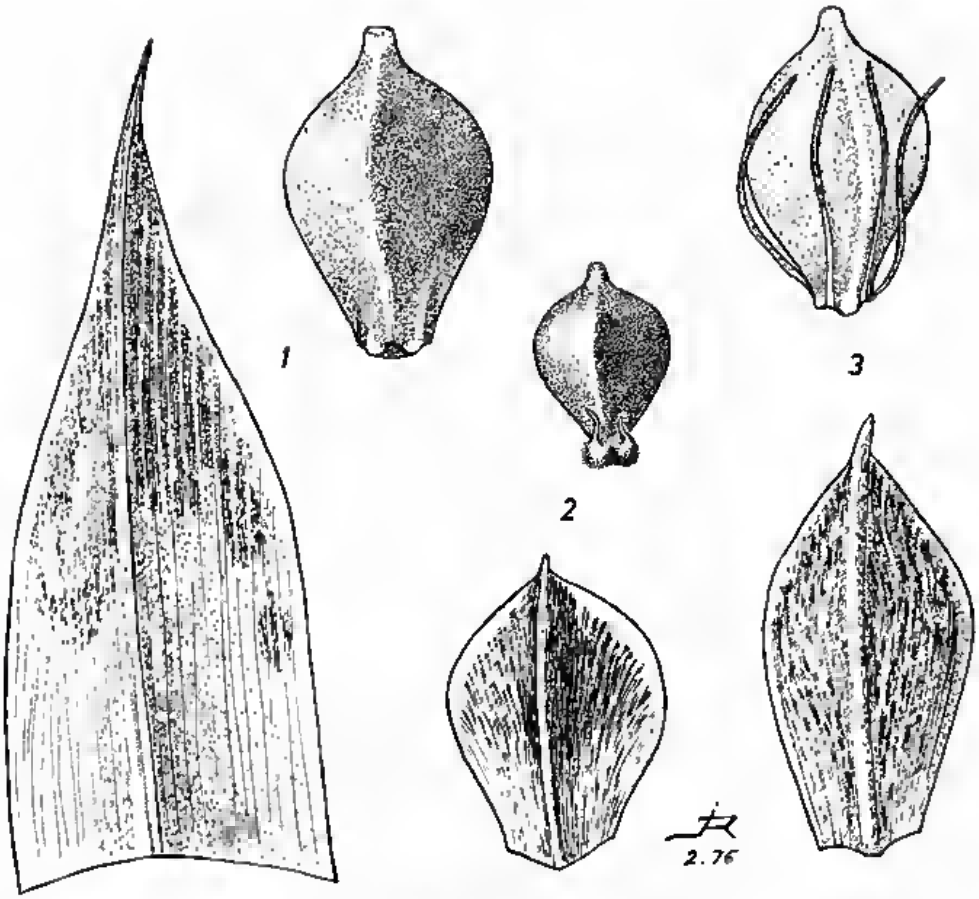


Fig. 1. — Glumes et akènes des **Schœnoplectus** sud-africains étudiés × 25 : **1, Sch. decipiens** (Nees) J. Rayn. (*Dieterlen 733*, Lésotho); **2, Sch. pulchellus** (Kunth) J. Rayn. (*Drège 4427*, type); **3, Sch. paludicola** (Kunth) Palla ex J. Rayn. (*Drège 4426*, type). Dessin de J. Raynal.

Afrique du Sud : *Verreaux s.n.*, Tulbagh, P!; *Ecklon & Zeyher s.n.*, syntypes; *Drège 3959 a*, entre Zondag R. et Zuureberg, 27.10.1832, P! K!; *3959 c*, Blesbokvlakte, 24.4.1832, P!; *3959 d*, entre Los Tafelberg et Wildschutsberg, 12.12.1832, P! K!; *3959 e*, Nieuwe Hantom, 22.2.1833, P!; *Zeyher 4386*, Zweilendam, 1847, P! K!; *Rogers 18428*, Transvaal, 1.1916, K!; *Baur 778*, Shiloh, ca. 1885, K!; *Burtt-Davy 18149 a*, Burttholm, 12.1919, K!; *Archibald 5267*, Karhaar Vlakte, Addo Nat. Park, 23.9.1954, K!; *Acocks 16309*, 10 mi. SW Colesberg. K!; *17924*, 8 km SE Queenstown, 18.2.1955, K!; *20155*, New England, 14.1.1959, P!; *Lubke 103*, 10 mi. de Grahamstown, Fish R., 12.4.1961, P! K! — Lesotho : *Dieterlen 733*, Leribe, s.d., P! K!

Schœnoplectus paludicola (Kunth) Palla ex J. Rayn., *comb. valid.*; Palla, Bot. Jahrb. **10** : 299 (1889), *comb. ambig.*

— *Scirpus paludicola* Kunth, Enum. Pl. **2** : 163 (1837); C. B. Clarke, Fl. Cap. **7** : 230 (1898), *p.p.*

Type : *Drège 4426*, entre Key et Gekau, 20.1.1832 (iso-, P! K!).

Afrique du Sud : *Drège 4426*, type; *Mac Owan 1964 b*, Boschberg, Somerset, ca. 1872, K!; *2086*, Vanstaden R., 12.1872, P!; *Buchanan 357*, Natal, ca. 1875, K!; *Schlechter*

Source : MNHN, Paris

6318, Inyunga, 17.1.1895, K!; *Tyson 2600*, Clydesdale, 12-1884, K!; *O. Kuntze 278*, Toise R., King Williamstown, 27.2.1894, K!; *Dyer 172*, Grahamstown, 10.1925, K!; *Huntley 509*, Pietermaritzburg-Bisley, 2.1949, K!; *Acocks 16261*, Turpin Dam, Bedford, 28.2.1951, K!; *21332*, Brandwacht, Mosselbai, 8.8.1960, K!; *22204*, 8 km W Mosselbai, 19.6.1962, K!; *Moll 2285*, Glen Mill, basse Tugela R., 21.9.1965, K!

Schœnoplectus pulchellus (Kunth) J. Rayn., *comb. nov.*

— *Ficinia pulchella* Kunth, Enum. Pl. **2** : 261 (1837).
— *Scirpus pulchellus* (Kunth) Böck., Linnæa **36** : 698 (1870).
— *Scirpus paludicola* auct. *non* Kunth : C. B. Clarke, Fl. Cap. **7** : 230 (1898), *p.p.*

Type : *Drège 4427*, Fish R., 9.1.1832 (iso-, P! K!).

Afrique du Sud : *Drège 4427*, type; *Burtt-Davy 18149 b*, Burttholm, 12.1919, K!; *Moss 9701*, Springs, 11.5.1924, K!; *11200*, Benoi, Witwatersrand, 19.4.1925, K! — Lesotho : *Dieterlen 1335*, Mafeteng, 2.3.1918, P! K! BM!

Les caractères différentiels principaux des trois espèces sont illustrés par la fig. 1. L'étude de leurs répartitions géographiques montre qu'elles sont largement sympatriques dans une vaste région au sud-est de la République sud-africaine; la seule observation possible est que *Sch. decipiens* semble plus montagnard que *Sch. paludicola;* mais c'est sur le terrain que cette hypothèse devra être vérifiée.

Bibliographie

1. Clarke, C. B. — *Cyperaceæ*, *in* Thiselton-Dyer, W. T., Flora Capensis 7 : 149-310 (1897-98).
2. Kunth, C. S. — Enumeratio Plantarum **2**, 592 p. (1837).
3. Lye, K. A. — Studies in African *Cyperaceæ*. III. A new species of *Schœnoplectus* and some new combinations, Bot. Notis. **124** : 287-291 (1971).
4. Nees von Esenbeck, C. G. — Cyperaceæ Capenses secundum novissimas Ecklonii collectiones, Linnæa **10** : 129-207 (1836).
5. Palla, E. — Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien **38**, Sitzb. ; 49 (1888).
6. — Zur Kenntnis der Gattung " *Scirpus* ", Bot. Jahrb. **10** : 293-301 (1889).
7. Raynal, J. — Notes cypérologiques : 19. Contribution à la classification de la sous-famille des *Cyperoideæ*, Adansonia, ser. 2, **13** (2) : 145-171 (1973).
8. Van der Veken, P. — Contribution à l'embryographie systématique des *Cyperaceæ-Cyperoideæ*, Bull. Jard. Bot. Et. Bruxelles **35** (3) : 285-354 (1965).

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - Paris.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 543-572, 1976.

DE LA STRUCTURE GRENUE A LA STRUCTURE COLUMELLAIRE DANS LE POLLEN DES ANNONACÉES

par A. LE THOMAS & B. LUGARDON

SOMMAIRE : Après un bref rappel des différents types d'organisation de l'exine chez les Annonacées, le pollen de plusieurs espèces est étudié dans divers genres montrant le passage de la structure infratectale grenue à la structure columellaire. Il ressort des exemples proposés que ce phénomène est lié à une différenciation de toute la couche grenue : — les columelles résultent soit d'une coalescence des grains, soit d'une transformation de leur forme; — l'apparition de la structure columellaire est en relation étroite avec la différenciation de la couche profonde feuilletée lamellaire; — l'évolution de la partie infratectale de l'exine s'accompagne de modifications structurales au niveau du tectum lui-même.

SUMMARY: The various types of exine architecture among *Annonaceæ* is briefly summarized. Then, pollen grains of several species are described, enlightening a trend from infratectal granular to columellar structure. The selected examples show that this evolution is linked with a differentiation of the whole granular layer : — columellae result from either a coalescence of the grana or a transformation of their individual shape; — the building of a columellar structure is closely connected with the differentiation of the lamellar foliated basal layer; — evolution of the infratectal zone of the exine goes along with changes of structure within the tectum itself.

***

Il est maintenant largement admis qu'il existe deux grands types de structure infratectale chez les Angiospermes, la structure columellaire et la structure grenue (VAN CAMPO & LUGARDON, 1973; LE THOMAS & LUGARDON, 1974; WALKER & SKVARLA, 1975; DOYLE, VAN CAMPO & LUGARDON, 1975). On sait également que ces deux structures infratectales se rencontrent simultanément dans certaines familles de cet ensemble, et en particulier à l'intérieur de familles appartenant à l'ordre des Magnoliales (PRAGLOWSKI, 1974; WALKER, sous presse).

Les Annonacées représentent à cet égard un exemple extrêmement intéressant. La structure grenue a été mise en évidence chez de nombreuses espèces de cette famille (VAN CAMPO & LUGARDON, 1973; LE THOMAS & LUGARDON, 1974 et sous presse; LUGARDON & LE THOMAS, 1974; WALKER & SKVARLA, 1975; WALKER, sous presse), tandis que d'autres espèces montrent une structure columellaire typique (voir par exemple LE THO-

Source : MNHN, Paris

MAS & LUGARDON, 1972). En fait, la structure exinique est exceptionnellement diversifiée chez les Annonacées, comme nous l'avons déjà montré à l'occasion du Symposium palynologique consacré à « The Evolutionary Significance of the Exine » (Londres, septembre 1974).

Nous avions alors indiqué que l'exine de pollen simple sulqué, comportant seulement un tectum continu et une couche infratectale formée de grains serrés et peu individualisés, peut être considérée comme étant, dans cette famille, « the most primitive, subsequently diversifying in different ways... » (LE THOMAS & LUGARDON, abstract 1974) [1]. Nous avions également évoqué et défini les différentes voies de diversification suivies par l'exine — ou plus précisément par l'ectexine puisque cette exine est toujours dépourvue d'endexine — des Annonacées à partir de ce type particulièrement simple (sous presse).

Dans le cas des exines grenues, il est possible de distinguer deux directions essentielles. L'une se traduit par la fusion des grains les plus profonds, puis des grains plus superficiels, ce qui entraîne la différenciation d'une couche basale (ou sole) plus ou moins compacte et continue (*Cananga*, *Xylopia pro parte*) pour aboutir à une exine presque parfaitement massive (*Boutiquea*) [2]. La seconde, amorcée par l'apparition de courts feuillets à la base de la couche grenue (*Lettowianthus*, Pl. 16), conduit à l'édification d'une couche basale continue d'un type très particulier, composée d'un plus ou moins grand nombre de feuillets distincts à ultrastructure lamellaire (*Uvaria*, *Letestudoxa*, *Isolona*, *Miliusa*).

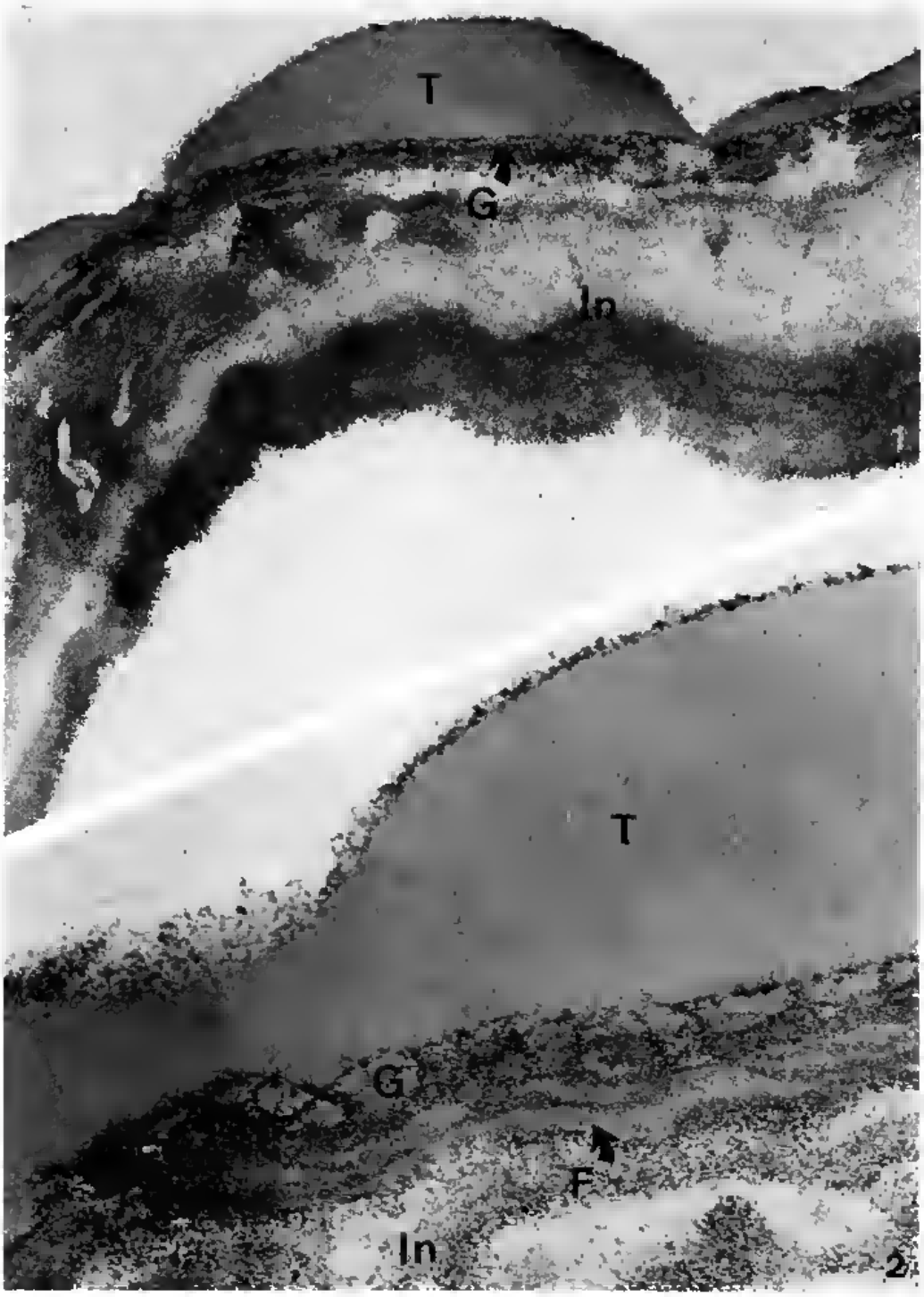
Dans les exines à structure columellaire qui comportent toujours trois parties en raison de la présence constante d'une couche basale feuilletée lamellaire, nous avons également distingué plusieurs tendances. Pour l'essentiel, celles-ci se concrétisent par l'acquisition de columelles de plus en plus régulières, et par l'épaississement du ou des feuillets superficiels de la couche basale; il tend ainsi à se former, au niveau de la base des columelles, une couche massive et continue comparable à la sole classique des exines columellaires, tandis que les feuillets plus profonds conservent leur individualité.

Au cours de cette étude (sous presse), comme dans les précédentes notes consacrées à l'exine des Annonacées, nous avions volontairement décrit séparément les pollens à structure grenue et les pollens à structure columellaire. Nous nous étions bornés à souligner d'une part le caractère primitif de certaines exines grenues (*Piptostigma*, *Polyceratocarpus*), d'autre part le stade de différenciation avancé de quelques pollens simples à struc-

1. WALKER & SKVARLA (1975) appellent « aleciate » (alectées) les exines de ce type ou de types plus ou moins analogues qui, selon eux, « lack a tectum because their more or less amorphous exine has little or no internal structure ». Nous considérons pour notre part que la couche superficielle de ces exines (*Piptostigma*, *Polyceratocarpus*, LE THOMAS & LUGARDON, 1974) est un tectum parfaitement défini, de telle sorte que le terme « atecté » paraît difficilement applicable à de telles exines.

2. On notera que cette structure, qui se classe dans les « atectate » de WALKER & SKVARLA comme celle qui caractérise le type primitif des Annonacées, a une valeur phylogénique très différente : elle provient d'une fusion secondaire de l'ensemble des grains de la couche infratectale avec le tectum, et représente en fait le terme d'une des voies de différenciation de l'exine de la sous-famille *Fusæa* (*sensu* WALKER, 1971).

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Polyalthia stuhlmanii** (Engl.) Verdcourt : **1**, (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure de l'exine grenue simple avec ébauches de feuillets dans la partie profonde; **2**, (× 75 000), détail mettant en évidence la différence de structure entre le tectum massif et la couche grenue infratectale encore peu différenciée.

Source : MNHN, Paris

ture columellaire (*Polyalthia capuronii*); nous avions seulement suggéré, dans quelques descriptions, l'hypothése d'une relation directe entre les structures grenues et les structures columellaires (LUGARDON & LE THOMAS, 1974 : ... « amas de grains infratectaux affectant grossiérement la forme de columelles » chez *Miliusa indica ;* LE THOMAS & LUGARDON, sous presse : « les grains tantôt épars, tantôt empilés, directement liés au tectum, prenant alors l'aspect de columelles » chez *Isolona zenkeri*).

Ces remarques posaient déjà, par elles-mêmes, le problème des rapports entre grains et columelles, et de ce fait celui de l'origine des columelles chez les Annonacées. Mais, préférant ne pas formuler prématurément des hypothéses qui, quoique séduisantes, nous paraissaient encore insuffisamment étayées, nous avons cherché à approfondir cet intéressant problème en étudiant systématiquement le pollen de plusieurs espéces dans des genres où l'exine montre, d'une espèce à l'autre, des différences morphologiques et ultrastructurales particuliérement significatives.

Comme nous allons le voir, ces recherches ont permis de mettre en évidence plusieurs exemples qui illustrent le passage de la structure grenue á la structure columellaire, démontrant ainsi de façon tangible que le grain est á l'origine de la columelle chez les Annonacées.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les différents pollens étudiés proviennent soit de fleurs conservées en alcool ou FAA (LETOUZEY, THANIKAIMONI), soit d'échantillons d'herbier (Kew, Paris). Les déterminations ont été faites par A. LE THOMAS.

Le matériel étudié au MeB a été observé plein ou aprés avoir subi une acétolyse ménagée; les coupes ont été obtenues sur un microtome à couteaux de verre après inclusion dans une solution de gomme arabique et de glycérine (HIDEUX & MARCEAU, Adansonia, ser. 2, **12** : 609, 1972). Les clichés ont été réalisés au Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

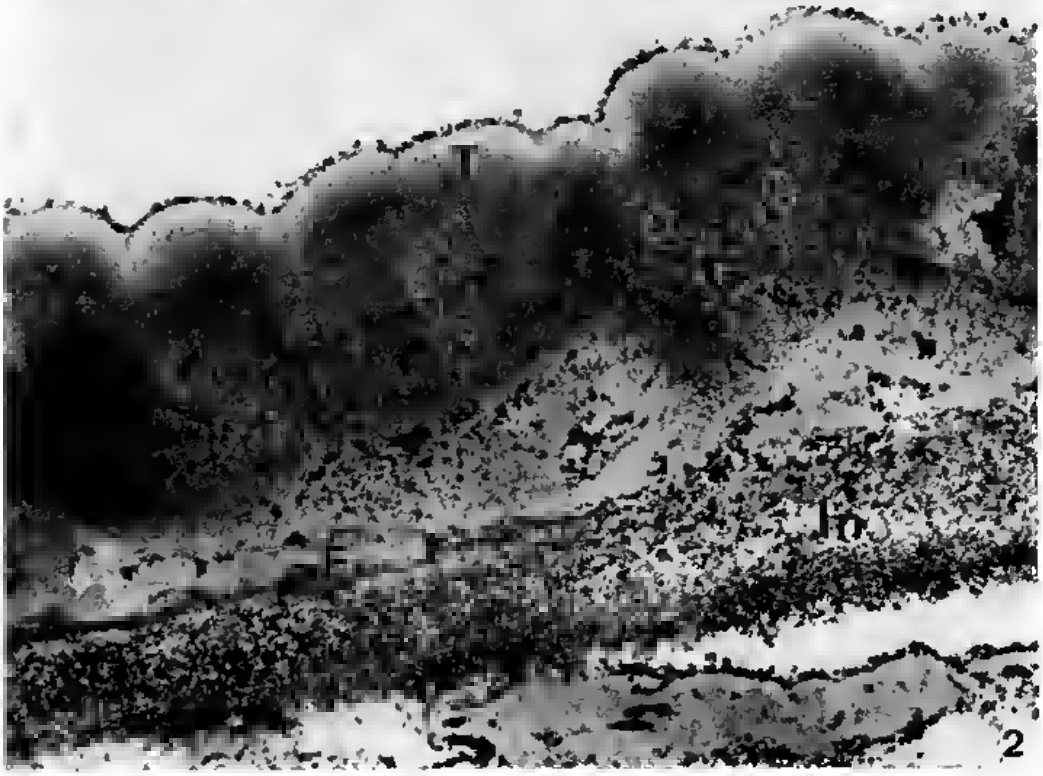
Les coupes ultrafines ont été faites pour la plupart sur du pollen plein; fixation par formaldéhyde / OsO_4; inclusion dans l'épon; contrastants : acétate d'uranyle /citrate de plomb. Les clichés ont été réalisés au Laboratoire de Biologie végétale de Toulouse.

Principales abréviations portées sur les figures: Cy, contenu cellulaire des grains de pollen; *E*, épine; *F*, feuillets de la couche basale; *G*, grains infratectaux; *In*, intine; *L*, lamelle; *p*, perforations; *T*, tectum.

1. Le genre POLYALTHIA

Ce genre est commun aux parties tropicales d'Afrique, Madagascar, Asie et Australie. Quatre espéces sont étudiées ici; deux d'entre elles sont africaines, une asiatique, une malgache. Ces exemples constituent une série complète montrant le « passage » d'un type grenu très simple et relativement primitif à un type columellaire parfait, type qui se rencontre rarement aussi bien défini, dans la famille des Annonacées.

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — **Polyalthia suaveolens** Engler & Diels : **1**, (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure de l'exine compacte; la partie interne est constituée de 1-3 feuillets; **2**, (× 70 000), la couche infratectale est composée d'un grand nombre de petits grains, mieux individualisés près du tectum.

Source : MNHN, Paris

a) **P. stuhlmanii** (Engler) Verdcourt : *Rawlin 303B*, Kenya, K — Pl. 1, 12.

Pollen simple, sulqué, présentant en surface de larges, irréguliers et peu proéminents mamelons juxtaposés. En coupes ultrafines, l'exine peu épaisse montre un tectum massif, homogène, recouvrant une couche infratectale grenue très peu épaisse, constituée de petits grains (600 Å) assez espacés, directement reliés au tectum. Sous cette couche on distingue quelques éléments allongés très ténus (100 Å), discontinus, noyés dans un matériel de nature mal définie; ces éléments, qui sont rattachés çà et là aux grains de la couche infratectale et laissent deviner par places une structure tripartite, sont l'ébauche d'une véritable couche basale feuilletée (cf. *Lettowianthus*, Londres, 1974, sous presse). L'intine est particulièrement épaisse (3-5 fois l'épaisseur de l'exine) et hétérogène.

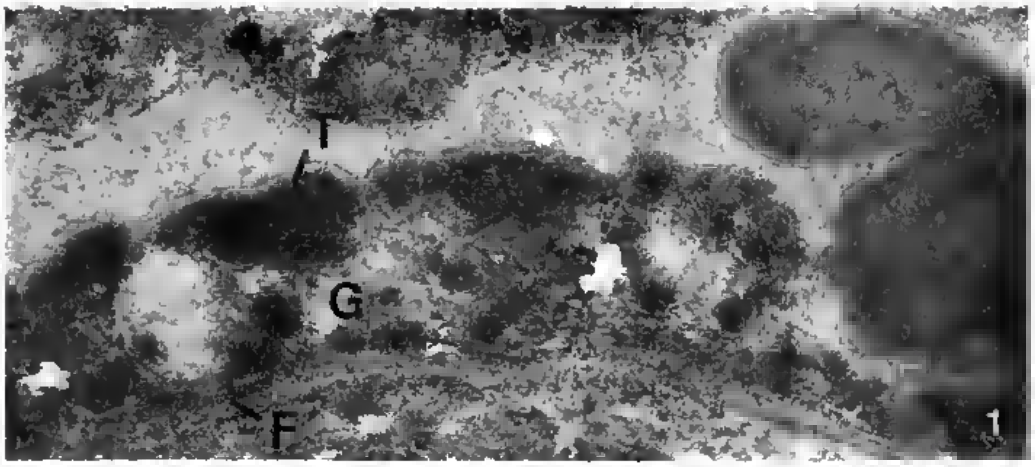
b) **P. suaveolens** Engler & Diels (= *Greenwayodendron*) : *R. Letouzey 11806*, Cameroun, P — Pl. 2, 12.

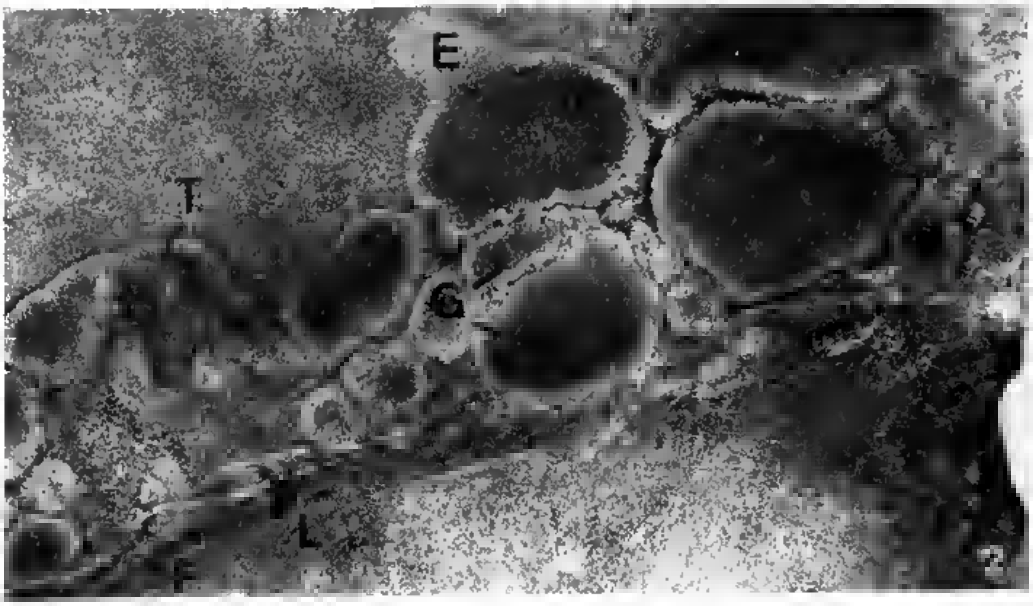
Pollen simple, sulqué dont le tectum dessine des massifs arrondis irréguliers à surface faiblement verruqueuse. Ce tectum recouvre une couche grenue constituée d'un grand nombre de très petits grains (200-300 Å); près du tectum les grains sont relativement bien individualisés et forment un ensemble continu très dense, tandis qu'ils sont, en profondeur, plus intimement soudés et répartis en amas irréguliers et discontinus. La partie interne est constituée de 1-2 (rarement 3) feuillets plus ou moins discontinus et anastomosés entre eux. Ces feuillets épais (400-700 Å), qui ont un contour irrégulier et ne montrent pas de ligne médiane claire, paraissent dépourvus de lamelle et constitués par la simple juxtaposition de grains. C'est la raison pour laquelle nous avons cru devoir les distinguer des feuillets lamellaires en les appelant « moniliformes » (Le Thomas & Lugardon, Abstract 1974); mais des observations récentes nous ont permis de constater dans plusieurs cas que les deux types de feuillets existent dans le même genre, et on peut supposer que l'aspect particulier des feuillets que nous trouvons ici résulte seulement d'un dépôt de sporopollénine plus important et plus irrégulier. L'intine a une épaisseur variable, de l'ordre de celle de l'exine.

c) **P. longifolia** (Sonnerat) Thwaites : *Thanikaimoni s.n.*, Indes. — Pl. 3, 12.

Pollen simple (40 μ), sulqué, échinulé à épines courtes et arrondies. L'exine a une apparence très désordonnée sur les coupes ultrafines. Comparé à celui des deux exemples précédents, le tectum peu épais paraît en quelque sorte disloqué : il se présente sous l'aspect d'une chaîne sinueuse de grains irréguliers, plus ou moins allongés tangentiellement. La couche grenue infratectale est composée d'éléments épars, souvent assez gros, parfois empilés les uns sur les autres, ou plus ou moins allongés radialement et affectant alors la forme de columelles très irrégulières. Deux à

Source : MNHN, Paris





Pl. 3. — **Polyalthia longifolia** (Sonnerat) Twaites: **1,** (× 30 000), coupe transversale de l'exine à couche infratectale grenue; **2,** (× 48 000), çà et là les grains tendent à s'organiser en s'empilant les uns sur les autres sous les éléments tectaux très fragmentés; certains gros grains du tectum présentent un diverticule qui constitue une courte épine. — **Polyalthia capuronii** Cav. & Ker. : **3,** (× 24 000), la couche infratectale est parfaitement columellaire, la base des columelles étant reliée par une couche basale massive dans sa partie superficielle.

Source : MNHN, Paris

trois feuillets (épais de 300 Å environ) constituent la couche basale de l'exine; très discontinus, directement rattachés aux grains les plus profonds, ces feuillets montrent distinctement la ligne claire d'une lamelle médiane. Çà et là, un grain du tectum particulièrement gros, et reposant le plus souvent sur un grain infratectal également très volumineux, présente un diverticule qui constitue l'une des épines caractéristiques de l'ornementation exinique de cette espèce. L'intine est relativement peu épaisse (environ la moitié de l'épaisseur de l'exine).

d) **P. capuronii** Cav. & Keraudren : *Capuron 11795 SF*, Madagascar, P — Pl. 3, 12.

Pollen simple, sulqué, hétéropolaire à tectum lisse perforé. Déjà décrite (Le Thomas & Lugardon, sous presse), la structure de l'exine atteint ici le stade le plus élaboré de la structure columellaire chez les Annonacées : un tectum très massif interrompu par de nombreuses perforations; des columelles courtes, mais très régulières; une couche infracolumellaire qui présente une partie externe massive et continue reliant la base des columelles, et une partie profonde composée de 1-3 feuillets lamellaires discontinus (250-300 Å) rattachés par endroits à la partie massive.

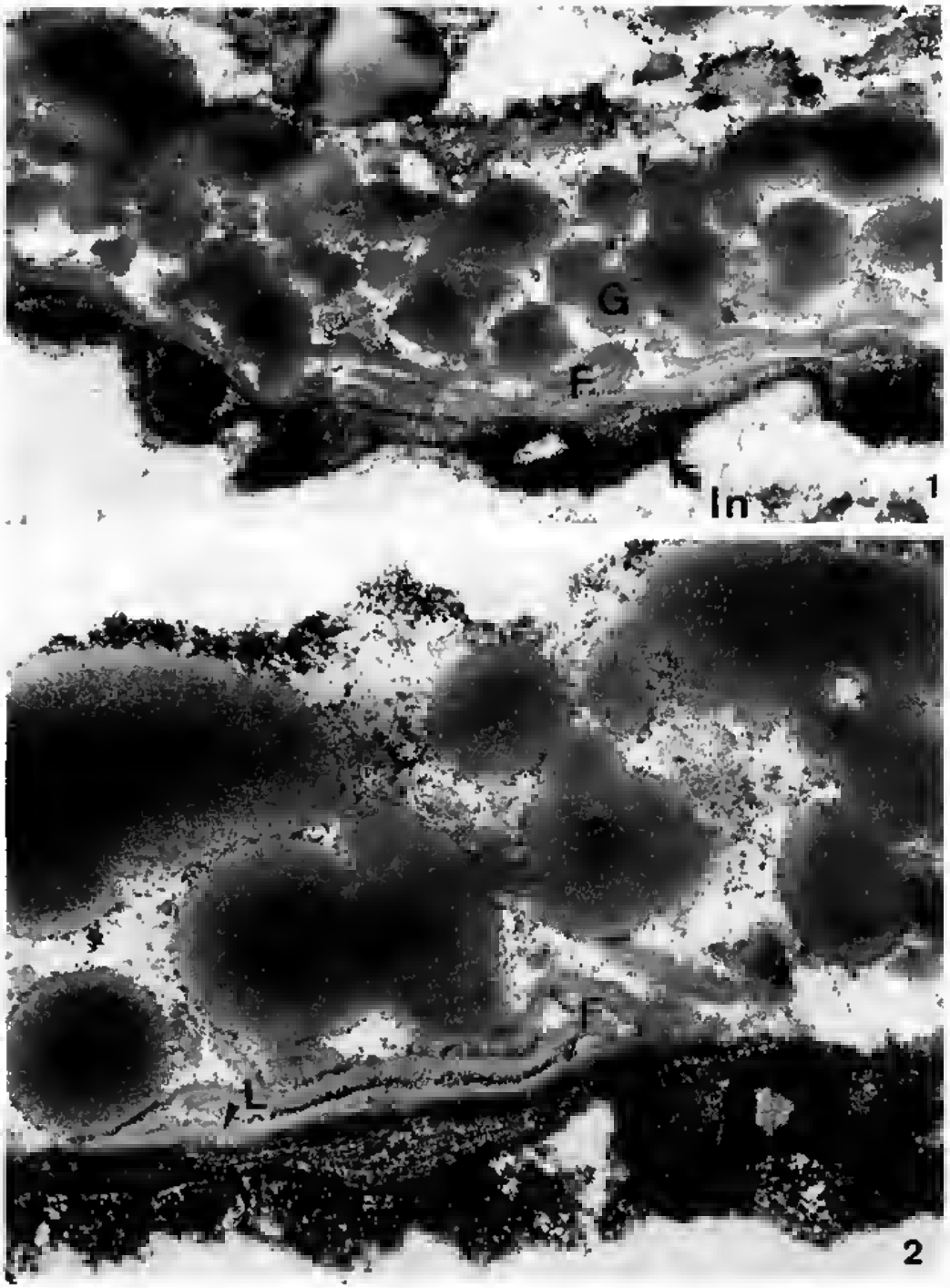
Dans le genre *Polyalthia* on rencontre donc une série de différenciation presque complète de la structure de l'exine. Il est à peu près certain que l'étude du pollen provenant d'autres représentants de ce genre nous fournirait de nouveaux maillons de cette série. Mais en nous en tenant à ces quatre exemples, nous voyons successivement : une structure grenue simple avec ébauche de feuillets dans la couche profonde chez *P. stuhlmanii*, puis une structure grenue mieux différenciée et des feuillets plus nets chez *P. suaveolens*, puis des grains sensiblement plus gros avec une tendance à la structure columellaire chez *P. longifolia* où les grains s'empilent ou affectent la forme de columelle, et enfin chez *P. capuronii* la columelle parfaite s'appuyant sur une couche basale très élaborée. On peut noter également que le tectum marque une tendance vers la fragmentation en même temps que la couche grenue s'organise, et qu'il tend au contraire à se reconstituer lorsqu'apparaissent des columelles bien définies.

Cette corrélation entre la reconstitution du tectum et la différenciation de la structure columellaire se manifeste plus ou moins nettement, comme on pourra le remarquer, dans chacun des autres genres pris comme exemples.

2. Le genre ISOLONA

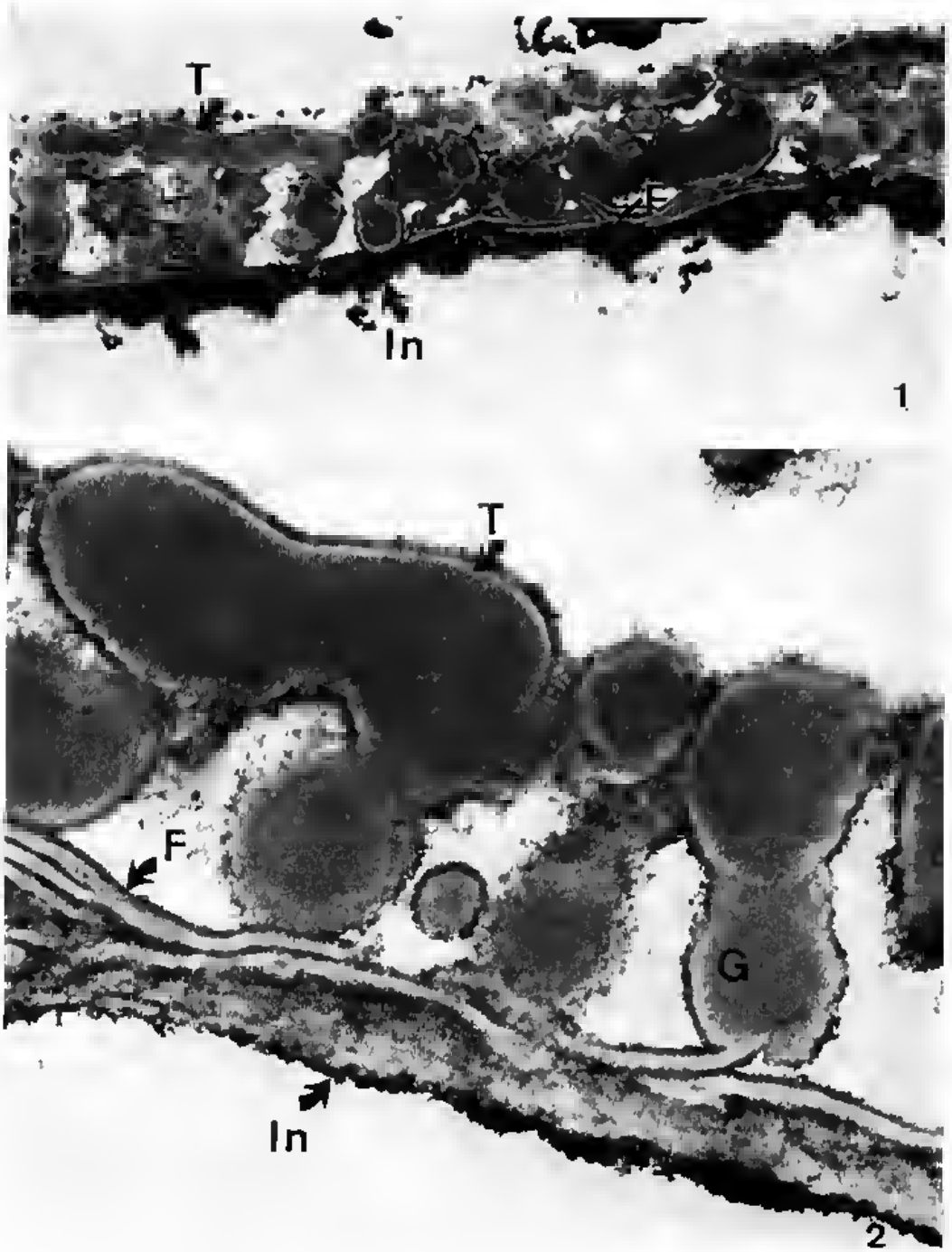
Genre africano-malgache dont le pollen est simple, hétéropolaire, inaperturé.

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — **Isolona thonneri** (De Wild. & Th. Dur.) Engl. & Diels : **1**, (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une exine presqu'entièrement grenue; seuls quelques éléments de la surface externe se soudent pour former une ébauche de tectum; **2**, (× 50 000), on remarque la présence de la lamelle médiane blanche au milieu des feuillets.

Source : MNHN, Paris



Pl. 5. — **Isolona hexaloba (Pierre)** Engl. & Diels : **1,** (× 10 000), coupe transversale du sporoderme : les éléments tectaux fusionnent fréquemment en amas allongés, les grains de la couche infratectale s'empilent en forme de columelles; **2,** (× 50 000), détail montrant des grains uniques allongés d'aspect columellaire.

Source : MNHN, Paris

a) **I. thonneri** (De Wild. & Th. Dur.) Engler & Diels ; *Letouzey 10205*, Cameroun, P — Pl. 4, 13.

Pollen hétéropolaire ou subglobuleux (L = 50 μ; l = 30-40 μ) à ornementation verruqueuse, mais présentant une modification de l'exine dans sa région proximale, modification pouvant s'expliquer par la durée du stade tétrade (GUINET & LE THOMAS, 1973) et non assimilable à une véritable aperture proximale. L'intine présente quant à elle la même épaisseur tout autour du grain.

Dans cette espèce, toute la partie superficielle et moyenne de l'exine est formée de grains volumineux pour la plupart, disposés apparemment sans aucun ordre; au niveau de la surface externe, qui montre au MeB une ornementation verruqueuse très désordonnée, quelques grains légèrement aplatis tangentiellement et soudés l'un à l'autre forment par place une ébauche de tectum de faible étendue. La couche profonde de l'exine consiste en 2-3 feuillets lamellaires (600 Å), serrés, mais très souvent interrompus sur de longues distances, à nombreux points de jonction, reliés aux grains de la couche infratectale et directement en contact avec l'intine. Celle-ci est peu épaisse, et montre un contour extrêmement sinueux sur sa face interne.

b) **I. hexaloba** (Pierre) Engler & Diels ; *Letouzey 10419*, Cameroun, P — Pl. 5, 13.

Pollen hétéropolaire (L = 47 μ; l = 39 μ) à tectum perforé.

Dans cette seconde espèce d'*Isolona*, la partie externe et moyenne de l'exine est également constituée de très gros grains, mais elle tend nettement à se différencier. Les grains les plus externes fusionnent plus fréquemment et se soudent en amas allongés plus réguliers constituant un tectum relativement peu épais à très nombreuses perforations. La couche sous-jacente présente une organisation encore assez désordonnée, mais les grains tendent à s'empiler les uns sur les autres ou à s'allonger perpendiculairement à la surface, se reliant directement au tectum à la manière des columelles (LE THOMAS & LUGARDON, sous presse). Deux à quatre feuillets lamellaires (500-600 Å) contournés et fusionnant en de nombreux points se rattachent aux grains les plus profonds et constituent la couche basale de l'exine qui repose sur une intine peu épaisse.

Dans le genre *Isolona*, la columelle parfaite n'est pas encore réalisée, mais les deux espèces étudiées montrent qu'à partir d'une structure grenue très désorganisée les grains tendent à s'agencer d'une manière plus ou moins « columellaire ».

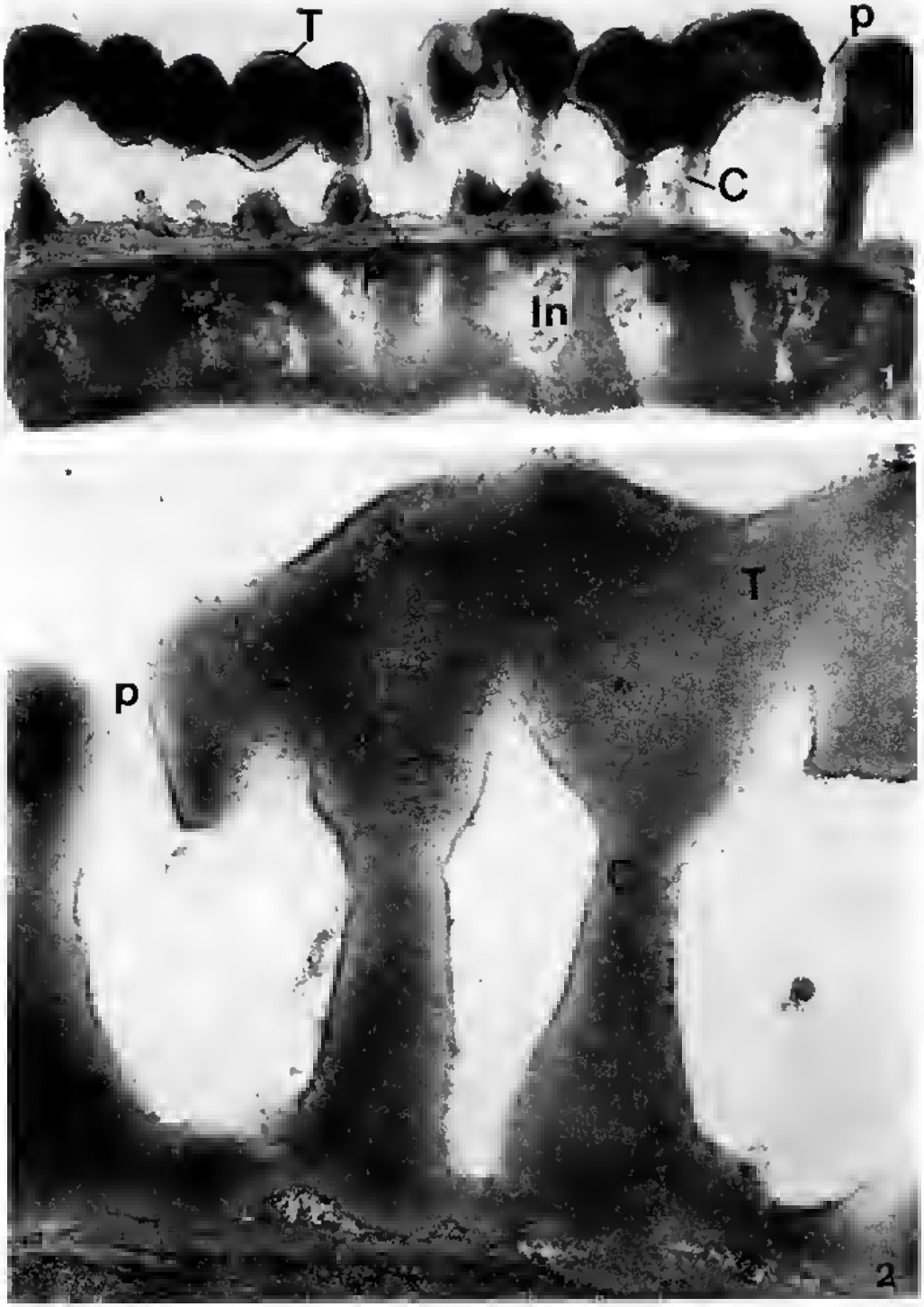
3. Le genre ARTABOTRYS

Les deux exemples africains que nous décrivons dans ce genre paléotropical montrent un stade plus avancé dans la différenciation de l'exine qui atteint ici une structure réellement columellaire.

Source : MNHN, Paris

Pl. 6. — **Artabotrys aurantiacus** Engl. & Diels : 1, (× 6 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure infratectale constituée de petits grains sous-tectaux et de gros éléments « columellaires »; 2, (× 50 000), on remarque la forme des éléments « columellaires » effilés sous le tectum ou provenant de la soudure de deux grains; le feuillet superficiel de la couche basale est discontinu.

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — **Artabotrys thomsonii** Oliver : **1,** (× 15 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure infratectale columellaire; **2,** (× 50 000), on note les columelles hautes et reliées à la base par le feuillet superficiel très épaissi et continu.

Source : MNHN, Paris

a) **A. aurantiacus** Engler & Diels : *Letouzey 12141*, Cameroun, P — Pl. 6, 13.

Pollen simple, hétéropolaire, à tectum rugulé-verruqueux perforé. Il n'y a pas de véritable aperture, mais seulement une simple réduction de la partie externe de l'exine dans une zone très peu étendue de la paroi.

En coupe transversale, le tectum se présente sous la forme d'une succession de massifs subglobuleux ou hémisphériques, séparés par de petites discontinuités correspondant à des perforations. La couche infratectale comprend d'une part des grains généralement petits, disposés en quantité très variable à proximité immédiate de la face interne du tectum, d'autre part des éléments beaucoup plus importants allant du tectum à la couche basale. Ces gros éléments « columellaires », qui semblent parfois provenir de la soudure de deux grains superposés, montrent le plus souvent une partie sous-tectale effilée tandis que leur partie inférieure est fortement renflée et forme avec le feuillet superficiel de la couche basale une sorte de sole très irrégulière. La couche basale est composée de 3-4 feuillets peu écartés qui laissent rarement deviner la présence d'une lamelle médiane et sont relativement épais (400-500 Å pour les feuillets profonds, souvent près du double pour le feuillet superficiel). L'intine est très fine au niveau de la partie amincie de l'exine, beaucoup plus épaisse sur l'autre face du grain de pollen.

b) **A. thomsonii** Oliver : *Letouzey 10413*, Cameroun, P (Le Thomas & Lugardon, sous presse. — Pl. 7, 13.

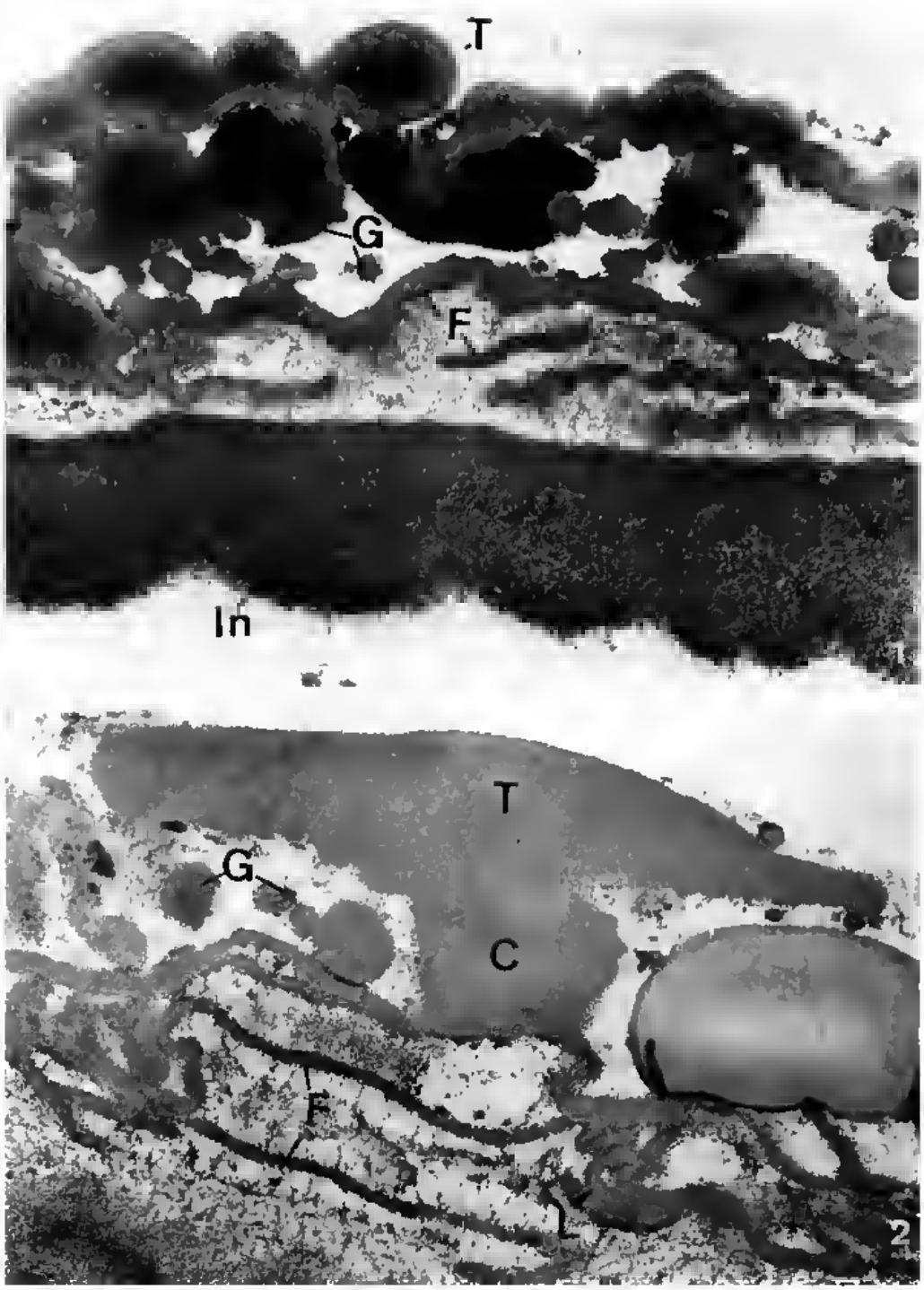
Le pollen hétéropolaire rugulé-perforé de cette espèce montre en coupe un tectum constitué de massifs plus ou moins importants séparés par de petites discontinuités, nettement plus continu que dans l'espèce précédente. Il n'y a pas de grains dans la couche infratectale qui ne comporte ici que de « vraies » columelles, allongées, de forme régulière, légèrement élargies à la base et réunies par le feuillet superficiel très épaissi de la couche infracolumellaire.

L'intine hétérogène est, comme dans l'espèce précédente, très épaissie à l'opposé de la partie amincie de l'exine et extrêmement fine au niveau de cette dernière partie de l'exine.

Dans le genre *Artabotrys*, nous trouvons donc un stade de différenciation de la columelle plus avancée que dans le genre *Isolona*, grains et « pseudocolumelles » constituant la couche infratectale d'*A. aurantiacus* alors que la columelle « classique » se trouve réalisée chez *A. thomsonii*.

Les exemples suivants sont pris parmi les pollens en tétrades dans lesquels on peut constater les mêmes types de différenciation de la structure columellaire à des niveaux identiques.

Source : MNHN, Paris



Pl. 8. — **Uvariopsis congensis** Rob. & Ghesq. : **1**, (× 25 000) : coupe transversale du sporoderme montrant une exine presqu'entièrement constituée de grains juxtaposés; le tectum est très fragmenté, les feuillets très irrégulièrement épaissis. — **Uvariopsis congolana** (De Wild.) Fries : **2**, (× 28 000), tectum massif, couche infratectale composée de columelles courtes et globuleuses et de gros grains épars; on distingue la lamelle médiane dans les feuillets.

Source : MNHN, Paris

4. **Le genre UVARIOPSIS**

Genre africain dont les grains de pollen se présentent en tétrades subcarrées-planes, cohérentes, inaperturées (LE THOMAS & LUGARDON, sous presse; GUINET & LE THOMAS, 1973) à tectum rugulé ou verruqueux.

a) **U. congensis** Rob. & Ghesq. : *Letouzey 10641*, Cameroun, P — Pl. 8, 14.

Tétrade subcarrée-plane tétragonale, de 90 μ de diamètre environ. Le tectum verruqueux perforé est constitué de verrues de taille très inégale. En coupe, la région externe et moyenne de l'exine apparaît constituée de grains juxtaposés (LE THOMAS & LUGARDON, sous presse) et plus ou moins soudés. On passe insensiblement d'un tectum trés fragmenté formé de gros grains soudés irrégulièrement à une couche infratectale montrant des grains épars ou réunis de façon désordonnée, puis à quelques feuillets épais et contournés en continuité avec les grains voisins de la couche grenue. Ces feuillets dans lesquels on ne distingue aucune trace de lamelle ont d'abord été appelés « moniliformes » et interprétés comme ayant une structure différente des feuillets lamellaires. En réalité, comme dans le genre *Polyalthia*, on rencontre également dans le genre *Uvariopsis* de vrais feuillets lamellaires : ces feuillets moniliformes ou très irrégulièrement épaissis pourraient ne provenir que d'un dépôt plus irrégulier et plus important de sporopollénine, sans constituer pour cela une structure particuliére réellement différente.

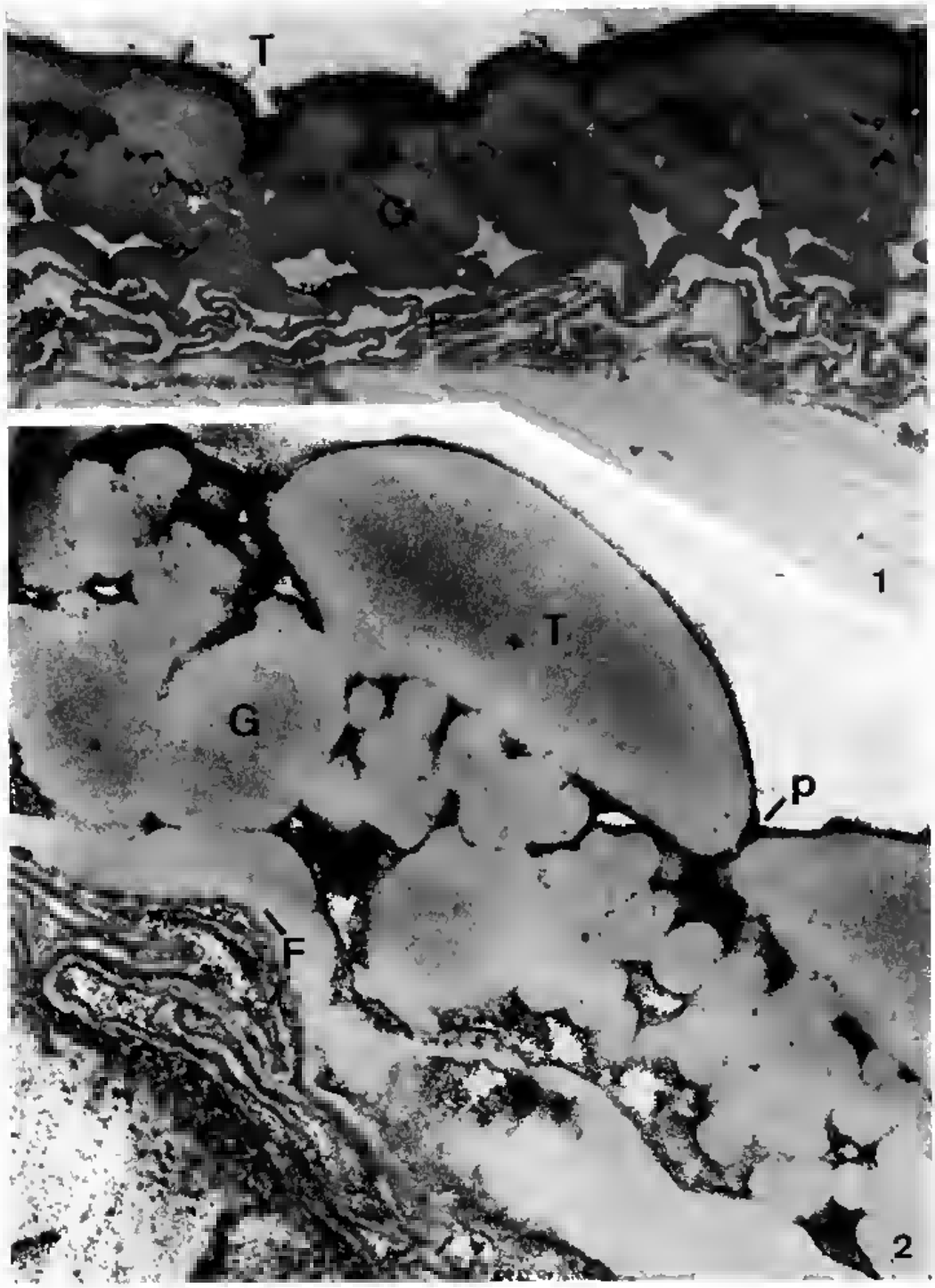
b) **U. congolana** (De Wild.) Fries : *N. Hallé 2817*, Gabon, P — Pl. 8, 14.

Tétrade subcarrée-plane, trés cohérente (D = 90-100 μ) á tectum rugulé perforé, à rugules larges. Sur les coupes, le tectum est massif et très épais, interrompu par des discontinuités plus ou moins larges. La couche infratectale de même épaisseur que le tectum est constituée de grosses columelles encore trés irréguliéres, courtes, à contour hémisphérique á la base, conservant souvent la forme de grains. Entre les columelles, il y a çà et là quelques gros grains épars rattachés directement au tectum ou à la couche basale. La couche infracolumellaire comporte 3-6 feuillets (300-600 Å) très contournés, plus ou moins écartés, anastomosés entre eux et rattachés á la base des columelles. L'intine est aussi épaisse ou plus épaisse que l'exine, et sculptée à sa face interne.

Au MeB on peut reconnaître ce même type de structure et de tectum chez *U. letestui* Pellegrin (*N. Hallé 3006*, Gabon). — Pl. 14.

Parmi les grains de pollens en tétrades, on peut comparer ce niveau de différenciation de la columelle á celui que nous avons décrit dans le pollen simple du genre *Isolona* oú l'on voit apparaître, á partir d'une structure infratectale grenue très désordonnée, l'amorce d'une columelle encore imparfaite en-dessous d'un tectum de moins en moins fragmenté.

Source : MNHN, Paris



Pl. 9. — **Uvariastrum pynærtii** De Wild. : **1**, (× 5 000), coupe transversale de l'exine à couche infratectale entièrement grenue; **2**, (× 25 000), détail montrant la tendance de certains grains à s'allonger prenant l'aspect de columelles globuleuses; le feuillet superficiel de la couche basale est très irrégulièrement épaissi.

Source : MNHN, Paris

5. Le genre UVARIASTRUM

Genre africain dont le pollen se présente en tétrades subcarrées-planes très cohérentes et inaperturées. L'exine offre ici un stade de différenciation légèrement plus avancé.

a) **U. pynærti** De Wild. : *Letestu 8473*, Gabon, P — Pl. 9, 15.

Tétrades de 75 à 80 μ de diamètre, à tectum rugulé perforé. Le tectum très épais est constitué de massifs arrondis, séparés par d'étroites perforations ou soudés entre eux sur une distance plus ou moins longue. La couche infratectale, de structure assez désordonnée, est essentiellement constituée de gros grains, isolés ou le plus souvent agglomérés en amas importants et irréguliers reliés au tectum. Çà et là, cependant, de très gros grains allongés ou provenant de la fusion de plusieurs grains prennent l'aspect de columelles courtes et massives dont l'extrémité inférieure repose directement sur la couche basale feuilletée. Celle-ci, composée de 1 à 6 feuillets lamellaires très contournés, est caractérisée par l'épaississement très important et très irrégulier du feuillet le plus superficiel.

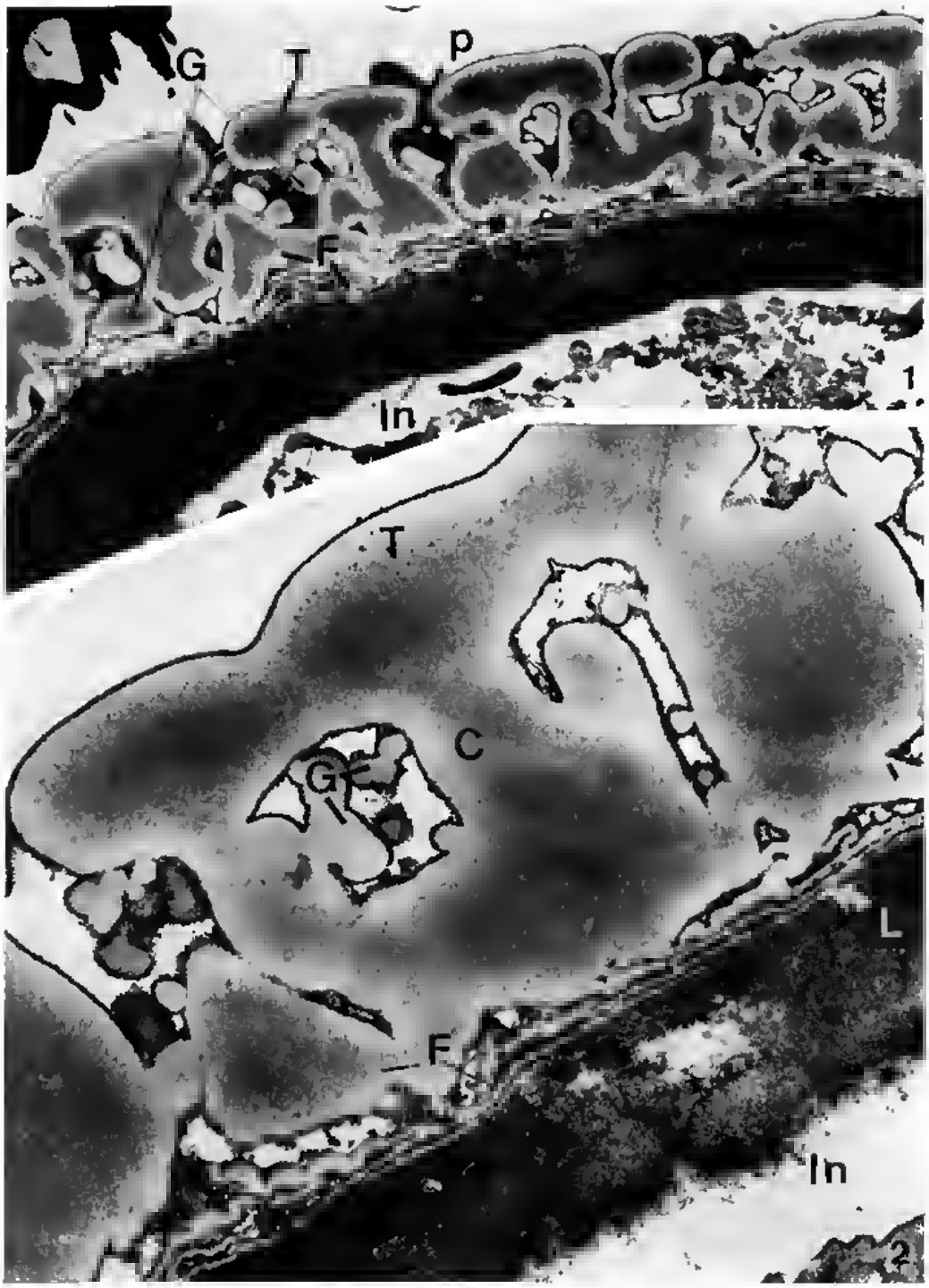
b) **U. pierreanum** Engler & Diels : *Letouzey 10225*, Cameroun, P (Lugardon & Le Thomas, 1974). — Pl. 10, 15.

Tétrades de 90 à 95 μ de diamètre, à tectum rugulé perforé, à rugules larges.

Sur les coupes transversales, les massifs tectaux sont beaucoup plus allongés que dans l'espèce précédente. La couche infratectale a ici un aspect plus columellaire que grenu, les columelles massives et courtes étant encore très irrégulières, souvent épaissies et irrégulièrement coalescentes à leur base, munies d'excroissances plus ou moins globuleuses. Les espaces intercolumellaires sont partiellement occupés par de gros grains isolés ou agglomérés en amas irréguliers parfois directement rattachés au tectum. La couche basale infracolumellaire présente 2 à 5 feuillets peu écartés, larges de 500-600 Å pour les plus profonds tandis que le feuillet superficiel s'épaissit considérablement et très irrégulièrement, réunissant ainsi la base des columelles en une couche épaisse, très contournée et discontinue.

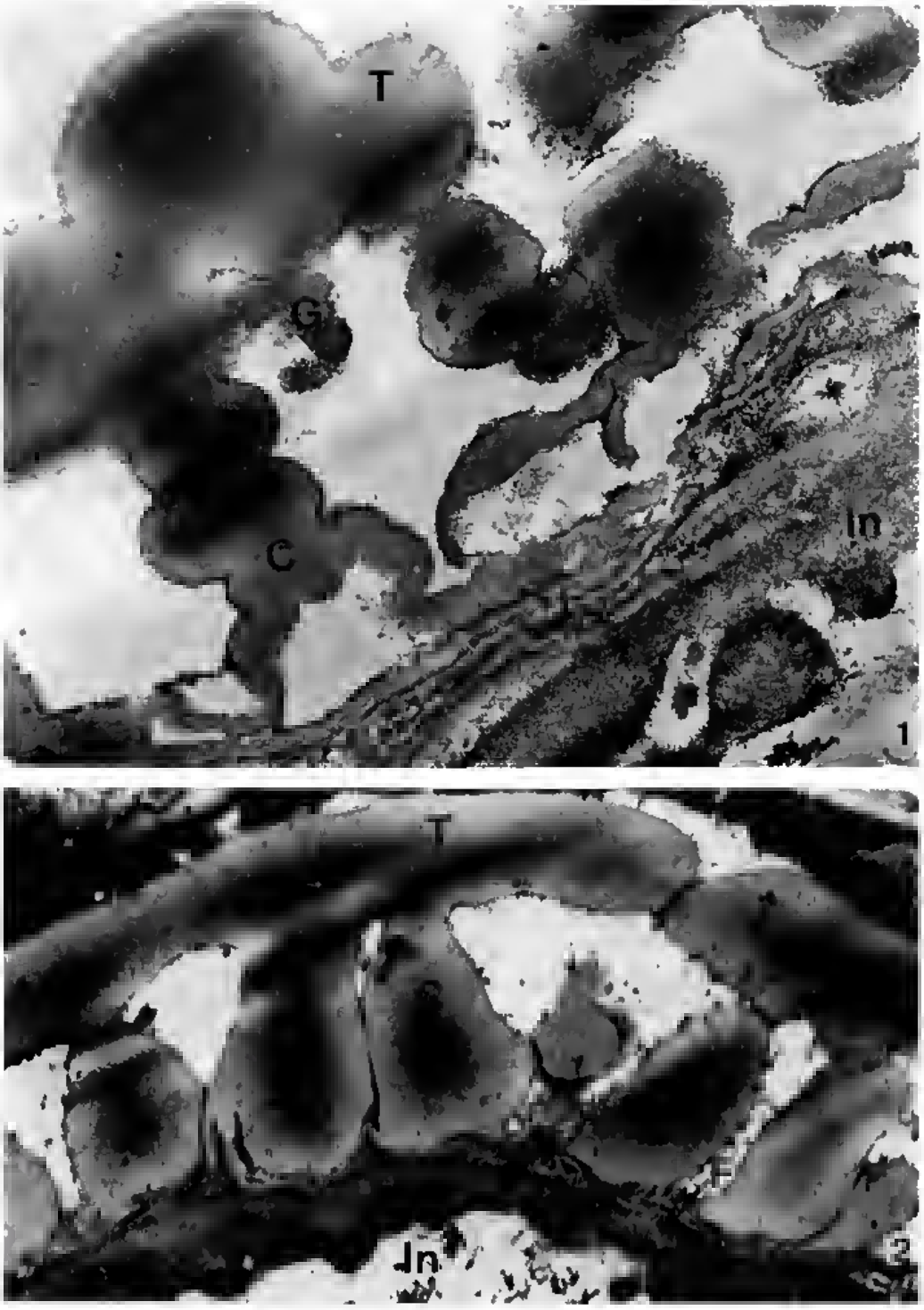
Le genre *Uvariastrum* nous fournit deux étapes de différenciation de la columelle : dans la première, l'exine est essentiellement grenue mais la columelle est amorcée par la présence de gros grains columellaires rattachés au tectum et à la couche basale feuilletée; dans la seconde, l'exine présente un aspect plus columellaire, la columelle étant cependant encore très imparfaitement réalisée.

Source : MNHN, Paris



Pl. 10. — **Uvariastrum pierreanum** Engl. & Diels : **1**, (× 4 500), coupe tranversale du sporoderme : la couche infratectale est à la fois columellaire et grenue; **2**, (× 20 000), les columelles sont encore très irrégulières, réunies à leur base par le feuillet superficiel de la couche basale très irrégulièrement épaissi.

Source : MNHN, Paris



Pl. 11. — **Hexalobus sp.** (*Letouzey 10614*, P) : **1,** (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une couche infratectale columellaire et grenue; la forme de columelles indique manifestement une origine grenue; le tectum est formé de massifs arrondis. — **Hexalobus monopetalus** (A. Rich.) Engl. & Diels : **2,** (× 15 000), le tectum est continu et la couche infratectale entièrement columellaire.

Source : MNHN, Paris

6. Le genre HEXALOBUS

On rencontre dans ce genre essentiellement columellaire, deux étapes montrant un processus de différenciation identique, mais à un stade légèrement plus avancé. Chez *Hexalobus sp.* (Le Thomas & Lugardon, 1974), le tectum aréolé est formé de massifs arrondis et la couche infratectale présente quelques grains épars entre des columelles provenant manifestement de la superposition de grains, tandis que chez *H. monopetalus* (A. Rich.) Engl. & Diels (Le Thomas & Lugardon, 1972), le tectum perforé est constitué de massifs allongés recouvrant une couche infratectale composée de columelles plus ou moins globuleuses mais dépourvue de grains isolés. — Pl. 11, 15.

INTERPRÉTATION

Les deux grands types fondamentaux de la structure exinique des Angiospermes sont ainsi bien représentés chez les Annonacées : d'une part la structure infratectale grenue qui est très largement répandue et fournit les formes les plus primitives dans ce groupe; d'autre part, la structure infratectale columellaire qui ne semble réellement bien fixée que dans un nombre de genres relativement réduit.

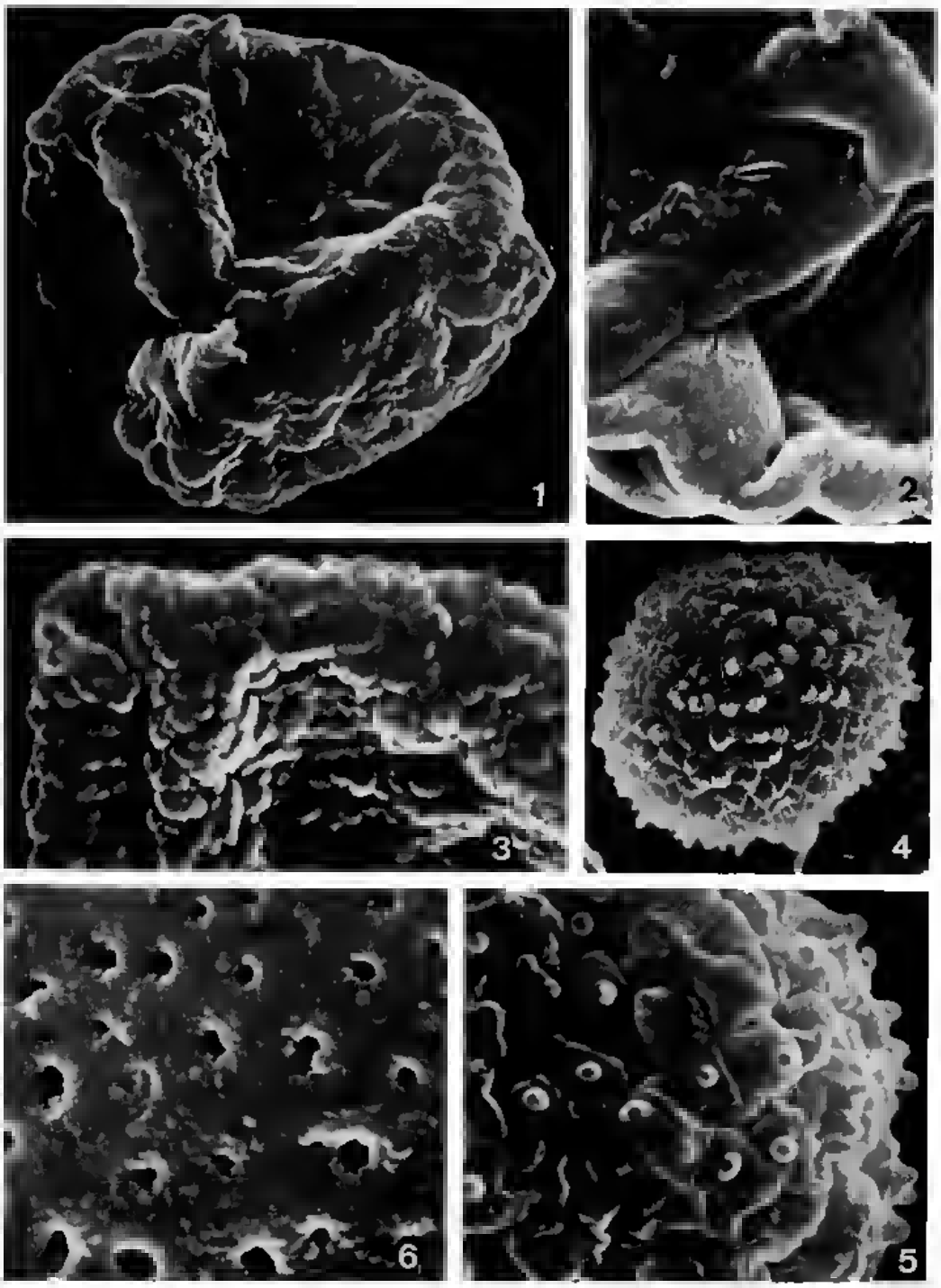
La structure « de base » de l'exine des Annonacées, apparemment comparable à celle que l'on rencontre chez *Degeneria* et *Eupomatia*, est caractérisée par un aspect massif ou amorphe et par l'existence de deux couches : un tectum continu de structure homogène, et une couche infratectale grenue plus ou moins épaisse, très peu différenciée. Ce type de structure extrêmement simple se diversifie dans plusieurs directions, à la fois par différenciation de la couche grenue elle-même, par acquisition et organisation d'une couche basale feuilletée lamellaire, et par réagencement du tectum.

1. Différenciation de la couche grenue

Faute d'exemples suffisamment nombreux et significatifs, nous n'avions jusqu'à présent volontairement établi aucun lien direct entre la structure grenue et la structure columellaire. Pourtant les Annonacées sont, parmi les Angiospermes primitives, une des familles qui semble particulièrement privilégiée puisqu'elle a conservé de multiples manifestations de différenciation de l'exine à des niveaux variés. Ceci nous permet de montrer la relation qui existe entre le grain et la columelle.

Dans certains taxons, tels qu'*Isolona*, *Uvariopsis* ou *Uvariastrum*, la structure grenue est encore prédominante et l'on assiste, seulement chez les espèces les plus différenciées, à la mise en place des tout premiers stades columellaires, *soit par coalescence des grains, soit par modification de la forme du grain* (Van Campo, Abstract, 1975). Dans d'autres taxons, tels

Source : MNHN, Paris



Pl. 12. — MEB : **Polyalthia stuhlmanii** (Engl.) Verdcourt (plein) : **1**, pollen entier (× 2 200); **2**, tectum continu (× 5 500). — **Polyalthia suaveolens** Engl. & Diels (acétolysé); **3**, tectum verruqueux (× 9 500). — **Polyalthia longifolia** (Sonnerat) Twaites (plein) : **4**, pollen entier, face opposée au sillon (× 2 200); **5**, tectum échinulé (× 5 500). — **Polyalthia capuronii** Cav. & Ker. (acétolysé) : **6**, tectum continu perforé (× 10 000).

Source : MNHN, Paris

qu'*Artabotrys*, c'est au contraire la structure columellaire qui prédomine, tandis que certaines espèces ont conservé les stades plus anciens qui témoignent de l'origine grenue de la columelle : les grains sont encore présents dans l'exine et la columelle plus ou moins imparfaitement constituée semble réellement provenir d'une modification de leur forme.

Dans les groupes uniquement columellaires, les exines les plus primitives se reconnaissent à leur type de columelles encore mal formées (*Hexalobus*) ou aux grains vestigiaux présents parmi elles (*Annona reticulata*, LUGARDON & LE THOMAS, 1974).

Enfin, certains genres comme *Polyalthia* — l'un des plus largement répandu et parmi les représentants les plus anciens de la famille — ont gardé l'ensemble des manifestations des potentialités de diversification de l'exine, depuis la structure grenue encore très peu différenciée, jusqu'à la columelle parfaite.

A travers ces divers exemples, il paraît donc possible d'affirmer que la *structure columellaire dérive directement de la structure grenue chez les Annonacées, par différenciation progressive de toute la couche grenue*[1].

2. ACQUISITION ET ORGANISATION D'UNE COUCHE FEUILLETÉE LAMELLAIRE

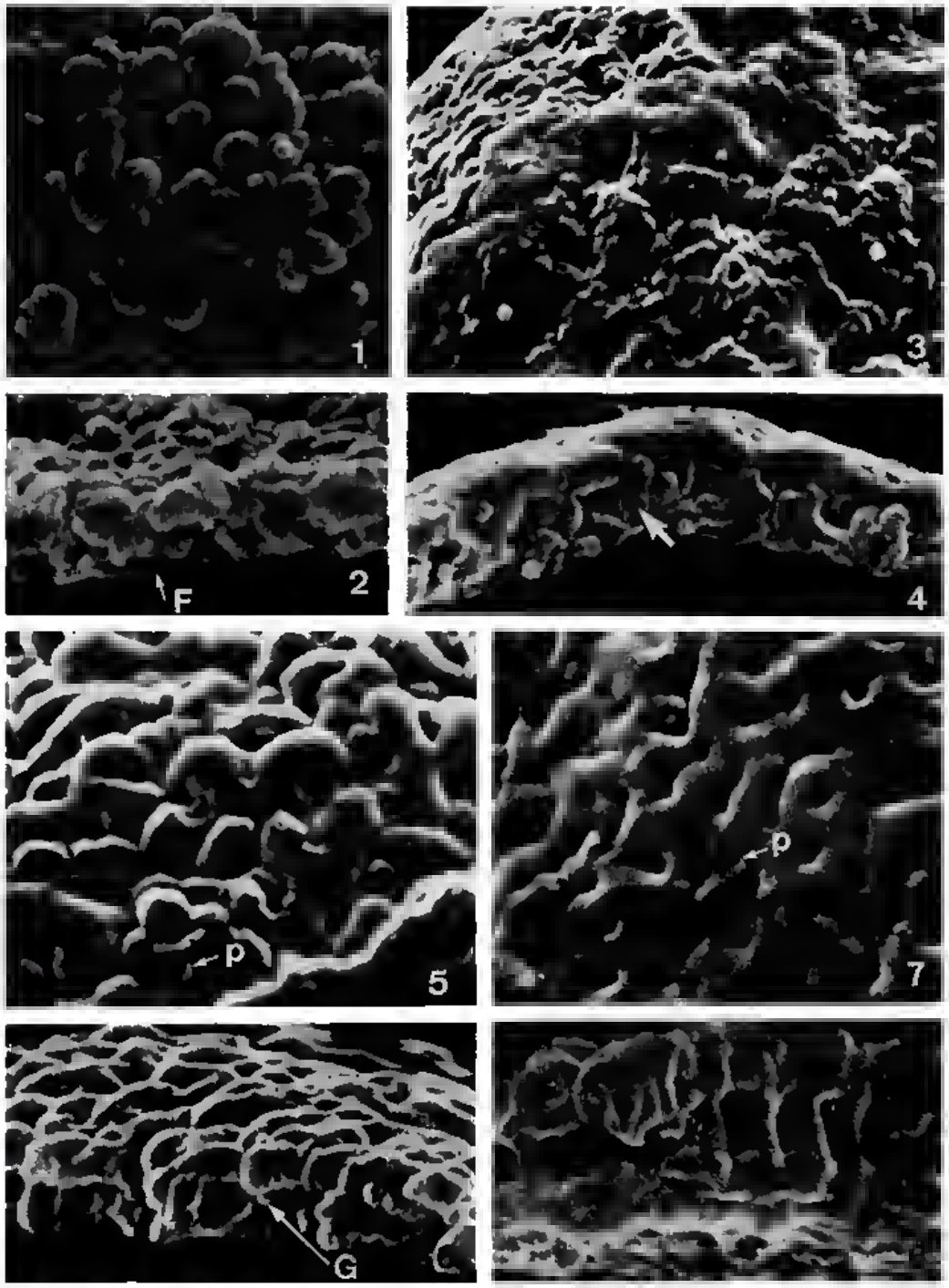
Par ailleurs, divers exemples montrent que dans certains groupes, les premières phases de la différenciation de la couche grenue s'accompagnent de l'apparition d'ébauches d'éléments lamellaires (*Lettowianthus stellatus*, *Polyalthia stuhlmannii*). Ces éléments à structure très caractéristique conduisent aux feuillets et à la différenciation d'une troisième couche ectexinique.

Cette troisième couche feuilletée lamellaire, caractéristique des Annonacées (LUGARDON & LE THOMAS, 1974), prend à l'intérieur de cette famille une extension de plus en plus grande et tend à s'organiser de différentes manières. En particulier, dès que les columelles commencent à acquérir une forme bien définie, on voit dans tous les cas le feuillet le plus superficiel s'épaissir considérablement en un élément plus massif joignant l'une à l'autre les bases des columelles (*Artabotrys*). Le type d'organisation le plus « évolué » de cette couche correspond ainsi au type columellaire le mieux réalisé; chez *Polyalthia capuronii* par exemple, la couche basale apparaît constituée de deux parties structuralement distinctes, une partie externe épaisse et continue reliant la base des columelles, une partie interne constituée de minces feuillets peu écartés; dans les tétrades comme celles d'*Annona*, il y a également réunion de la base des columelles par le feuillet le plus superficiel épaissi avec, simultanément, multiplication des feuillets profonds. *Cette couche interne feuilletée lamellaire des Annonacées semble donc avoir, dans la différenciation de l'exine, des implications phylogéniques aussi importantes que la couche infratectale elle-même.*

Si l'on peut soutenir que les columelles se différencient réellement

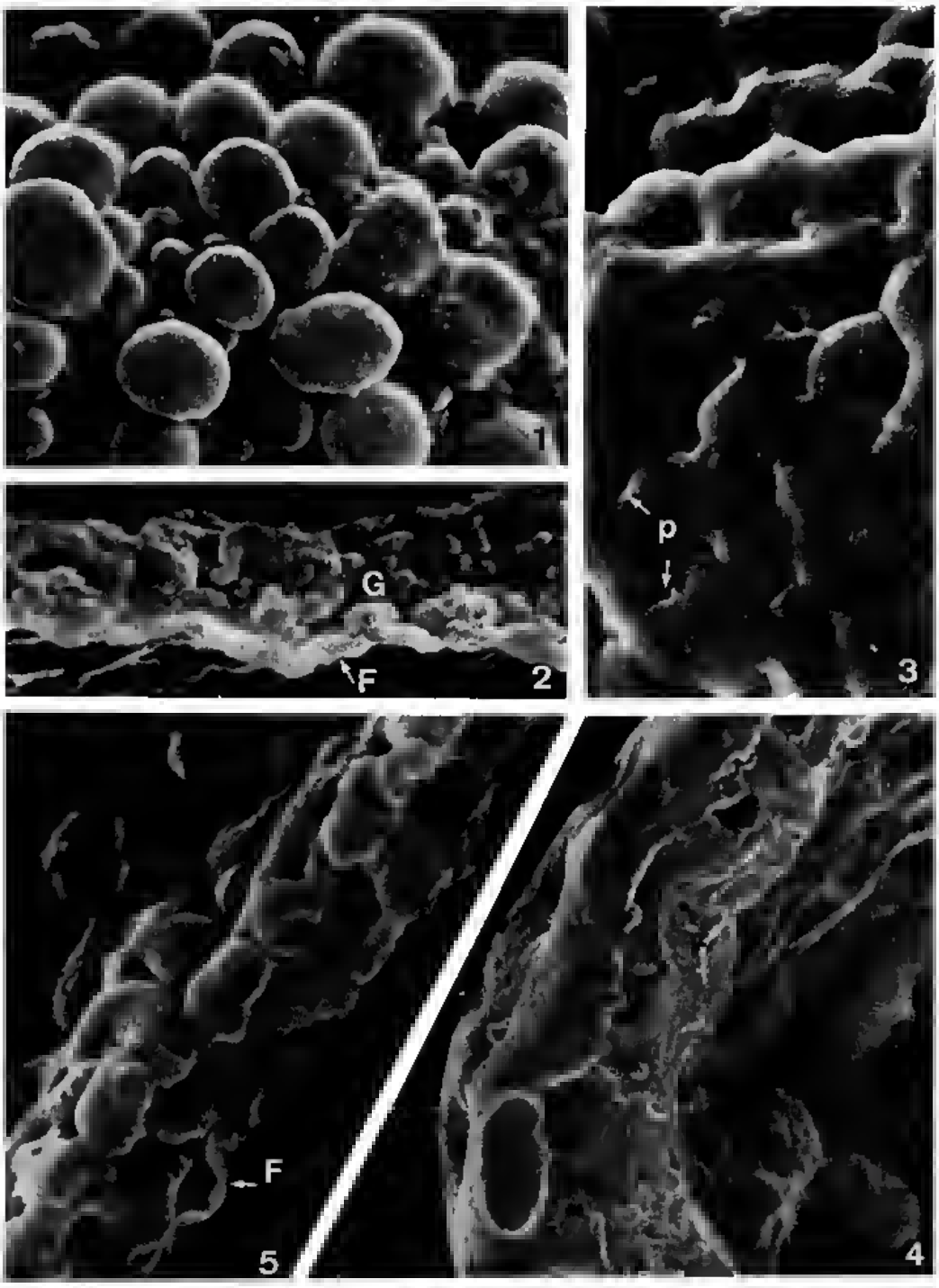
1. Certains auteurs ont émis l'hypothèse que, chez les Annonacées, les columelles semblent toujours se développer à partir d'une zone de grains plus ou moins sphériques et localisés à la face interne de l'exine (WALKER & SKVARLA, 1975; WALKER, sous presse).

Source : MNHN, Paris



Pl. 13. — MEB (acétolysé) : **Isolona thonneri** (De Wild. et Th. Dur.) Engl. & Diels : **1**, surface verruqueuse (× 10 000); certains éléments sont soudés et allongés formant une ébauche de tectum; **2**, coupe de l'exine entièrement grenue (× 10 000). — **Isolona hexaloba** (Pierre) Engl. & Diels : **3**, tectum perforé (× 10 000); **4**, coupe de l'exine (× 10 000) montrant certains grains allongés en forme de columelles (flèche). — **Artabotrys aurantiacus** Engl. & Diels : **5**, tectum rugulé-verruqueux (× 15 000); **6**, coupe de l'exine columellaire avec grains (× 10 000). — **Artabotrys thomsonii** Oliver : **7**, tectum rugulé-perforé (× 10 500); **8**, coupe de l'exine (× 10 000).

Source : MNHN, Paris



Pl. 14. — MEB (acétolysé) : **Uvariopsis congensis** Rob. & Ghesq. : **1**, tectum verruqueux (× 10 000); **2**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Uvariopsis congolana** (De Wild.) Fries : **3**, tectum rugulé-perforé (× 10 000); **4**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Uvariopsis letestui** Pellegrin : **5**, coupe de l'exine (× 10 000).

Source : MNHN, Paris

à partir de la zone grenue de l'exine, on ne peut donc affirmer — au moins dans le cas des exines d'Annonacées à couche basale feuilletée — que cette couche basale résulte directement de la fusion de grains, comme le suggèrent WALKER & SKVARLA (1975).

Bien que le pollen des Magnoliacées ne présente pas autant de diversification dans ses structures exiniques, il a cependant conservé de très nombreux stades pré-columellaires. L'excellente monographie de PRAGLOWSKY (1974) nous permet par exemple de retrouver dans les genres *Magnolia* ou *Alcimandra* l'origine de la columelle dans la coalescence de grains; on constate en outre que la couche la plus interne est toujours plus ou moins lamellaire, même chez les espèces où la partie la plus superficielle de la nexine est massive. Il est donc permis de penser que cette couche basale a, chez les Magnoliacées, une importance structurale et phylogénique comparable à celle qu'elle a chez les Annonacées.

3. DIVERSIFICATION DU TECTUM

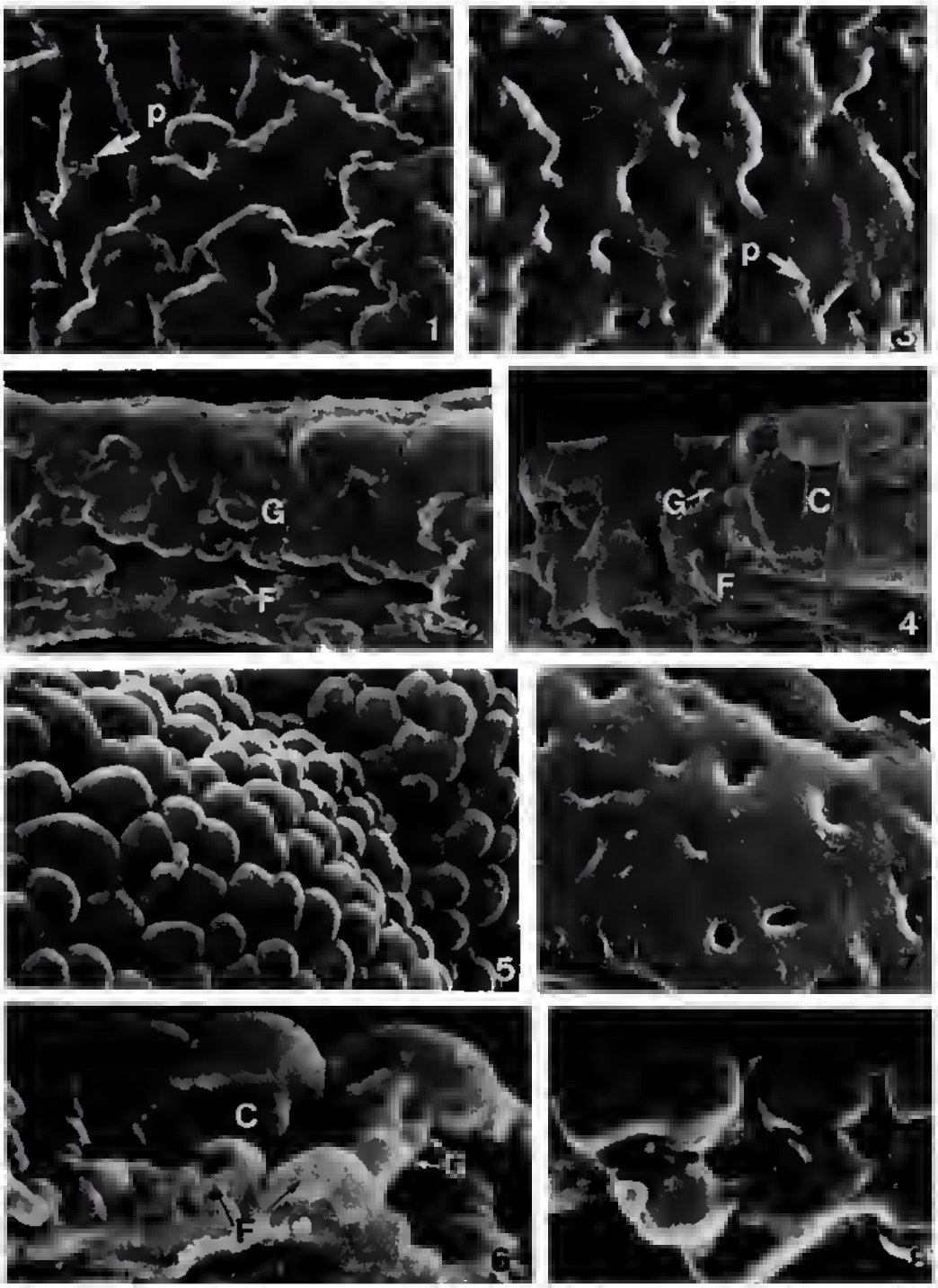
Une troisième remarque doit être faite à propos de la différenciation du tectum au cours de la « columellisation ». Dans le genre *Polyalthia* qui a gardé toutes les manifestations des potentialités de différenciation de l'exine, *P. stuhlmannii* montre un tectum massif et à peu près imperforé, les petites dépressions de sa surface ne le traversant pas complètement. Parallèlement à la diversification des couches infratectales, grenue et feuilletée lamellaire, le tectum tend à se fragmenter en massifs verruqueux avec de rares perforations chez *P. suaveolens*, ou en verrues épineuses nettement individualisées chez *P. longiflora*, tandis que chez *P. capuronii* l'édification de columelles et d'une couche basale bien différenciée s'accompagne de la réapparition d'un tectum continu perforé. Il y a donc, dans ce même genre, *fragmentation puis reconstitution du tectum.*

Dans les autres genres, où nous avons montré des séquences de différenciation de la couche infratectale plus brèves, seules quelques manifestations de ces mêmes potentialités sont visibles. Mais chaque fois que l'organisation columellaire se manifeste avec quelque netteté, on constate que le tectum tend, de son côté, à se reconstituer : les éléments les plus externes s'allongent (*Isolona*) ou fusionnent de plus en plus, le tectum devenant rugulé-perforé (*Uvariopsis*, *Uvariastrum*) ou perforé (*Artabotrys*).

Si l'on considère l'ensemble des structures rencontrées dans la famille, on voit alors que le tectum lisse perforé peut correspondre, d'une part à une structure grenue primitive (*Lettowianthus*, Pl. 16), d'autre part à l'un des types de structure exinique columellaire les plus avancés que l'on trouve chez les Annonacées.

Ainsi, la série de différenciation la plus complète de l'exine (*Polyalthia*) montre que le caractère « tectum perforé » peut être acquis à la suite d'une fragmentation puis d'une reconstitution du tectum : dans ce cas il ne correspond donc plus à un type primitif, mais il représente au contraire l'aboutissement d'une évolution complexe.

Source : MNHN, Paris



Pl. 15. — MEB (acétolysé) : **Uvariatrum pynaertii** De Wild. : **1**, tectum rugulé-perforé (× 6 000); **2**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Uvariastrum pierreanum** Engl. & Diels : **3**, tectum à larges rugules et perforé (× 5 800); **4**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Hexalobus sp.** (*Letouzey* 10614) : **5**, tectum aréolé (× 5 000); **6**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Hexalobus monopetalus** (A. Rich.) Engl. & Diels : **7**, tectum perforé lisse (× 5 000); **8**, coupe de l'exine (× 10 000).

Source : MNHN, Paris

Pl. 16. — **Lettowianthus stellatus** Diels : (MEB, acétolysé) **1**, tectum lisse, fovéolé perforé (× 5 000); **2**, coupe de l'exine (× 20 000). — (MET) **3**, ultracoupe de l'exine (× 42 000) montrant un tectum très massif, une couche infratectale grenue et l'ébauche de feuillet.

Source : MNHN, Paris

Les pollens de la sous-famille « *Annona* » (WALKER, 1971), dont l'exine montre, dans l'ensemble, les structures les plus avancées, ont un tectum *toujours perforé* mais présentant, semble-t-il, deux directions dans sa diversification :

— l'une, dans la tribu « *Hexalobus* », où les columelles sont encore souvent très imparfaitement réalisées, montre une tendance à la reconstitution du tectum plutôt qu'à une réduction (*Isolona*, *Uvariopsis*, *Uvariastrum*, *Hexalobus*);

— l'autre, dans les tribus « *Annona* » et « *Asimina* », où la structure columellaire est plus élaborée, conduit à une diminution du tectum par élargissement des perforations (tectum microréticulé, tectum réticulé).

Il ressort donc de l'étude de ces diverses structures chez les Annonacées, que les différentes couches de l'exine (tectum, couche infratectale, couche basale feuilletée) se sont différenciées de façon simultanée, et qu'une interprétation phylogénique des structures ne peut être donnée sans tenir compte à la fois de l'ensemble des couches.

REMERCIEMENTS : Nous sommes très reconnaissants à M. P. BRENAN, Keeper de l'Herbier du Jardin Botanique de Kew, d'avoir autorisé le prélèvement de certains spécimens étudiés, et à MM. R. LETOUZEY et G. THANIKAIMONI de nous avoir fait parvenir du matériel frais du Cameroun et des Indes.

BIBLIOGRAPHIE

DAHL, A. O. & ROWLEY, J. R. — Pollen of *Degeneria vitiensis*, Journ. Arnold Arbor. **45** (3) : 308-323 (1965).

DOYLE, J. A., VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B. — Observations on exine structure of *Eucommiitides* and lower Cretaceous angiosperm pollen, Pollen et Spores **17** (3) : 429-484 (1975).

FAEGRI, K. & IVERSEN, J. — Textbook of pollen analysis, ed. 3, Copenhague, 295 p. (1975).

GUINET, Ph. & LE THOMAS, A. — Interprétation de la répartition dissymétrique des couches de l'exine dans les pollens composés. Conséquences relatives à la notion d'aperture, C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **276** : 1545-1548 (1973).

LE THOMAS, A. & LUGARDON, B. — Sur la structure fine des tétrades de deux Annonacées (*Asteranthe asterias* et *Hexalobus monopetalus*), C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **275** : 1749-52 (1972).

— Quelques types de structure grenue dans l'ectexine de pollens simples d'Annonacées, C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **278** : 1187-90 (1974).

— Structure exinique chez quelques genres d'Annonacées, *in* Symposium of Linn. Soc. London (Abstract, sept. 1974), Bull. Linn. Soc. Lond., sous presse.

LUGARDON, B. & LE THOMAS, A. — Sur la structure feuilletée de la couche basale de l'ectexine chez diverses Annonacées, C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **279** : 255-58 (1974).

PRAGLOWSKI, J. — *Magnoliaceæ in* World pollen and spore flora 3 : 1-45 (1974).

THANIKAIMONI, G. — Pollen morphological terms and definitions of Phylogenetic significance, Symposium, Assoc. Palynol. langue française, Paris (oct. 1975).

VAN CAMPO, M. — Ultrastructure des parois polliniques des Phanérogames, *in* XII Intern. Bot. Congress Léningrad, Abstract : 210 (1975).

LUGARDON, B. — Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes, Pollen et Spores **15** : 171-187 (1973).

Source : MNHN, Paris

WALKER, J. W. — Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the *Annonaceæ*, Contr. Gray Herb. Harv. **202** : 1-132 (1971).
— Evolution of exine structure in the pollen of primitive Angiosperms, Am. J. Bot. **61** : 891-902 (1974).
— Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive Angiosperms, Bull. Soc. Linn. London, sous presse.
— & SKVARLA, J. J. — Primitively columellaless pollen: a new concept in the evolutionary morphology of Angiosperms, Science, N.Y. **187** : 445-447 (1975).

A.L.T. — Laboratoire de Phytomorphologie
de l'E.P.H.E., 16, rue Buffon,
75005 PARIS.

B.L. — Laboratoire de Biologie végétale,
Université P. Sabatier,
39, allées J. Guesde,
31400 TOULOUSE.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, 15 (4) : 573-574 1976.

A PROPOS DE LA MORT DE CARL TROLL

par W. RAUH [1]

Le 21 juillet 1975, Carl TROLL, professeur émérite de géographie de l'Université de Bonn, disparut à l'âge de 75 ans. Avec lui, la science géographique a perdu un de ses chercheurs les plus remarquables; par la diversité de ses idées et l'originalité de sa pensée, ainsi que par ses innombrables publications il lui avait donné de nombreuses impulsions.

Né le 24 décembre 1899 à Gabersee, en Bavière du Sud, fils du Dr Théodore TROLL, Carl TROLL se consacra, dés sa jeunesse, avec son frère Guillaume (aujourd'hui le grand spécialiste mondialement connu de la morphologie végétale), aux problèmes de botanique, de géographie et de géologie relatifs à son pays. A la fin de ses études scientifiques, il obtint à Munich, à l'âge de 22 ans, le titre de Docteur ès Sciences, après avoir soutenu une thèse de botanique sous la direction de Karl VON GOEBEL. Influencé par le géographe A. PENCK, il commença à s'orienter davantage vers les problèmes de géographie, en particulier ceux de morphologie glaciale. En 1925, il devint agrégé de Géographie de l'Université de Munich et dès 1926, partait aux Andes centrales de Bolivie, au Chili du Nord et au Pérou du Sud; au cours de cette expédition, pendant deux ans et demi, il étudia les diverses formations végétales de la végétation tropicale, les problèmes de glaciation de la Cordillère au Pleistocène et les problèmes agricoles des Indiens. En 1928-29, il passa un an en Ecuateur, Colombie et Panama et c'est lors de cette mission qu'il établit les principes méthodologiques de l'exploitation des photographies aériennes en écologie. En 1930, C. TROLL fut nommé professeur de Géographie économique à l'Université de Berlin; en 1938, il devint Directeur de l'Institut Géographique de l'Université de Bonn et c'est à ce poste qu'il allait consacrer, jusqu'à sa mise à la retraite, toute son énergie à l'enseignement et à la recherche.

Pendant les années qu'il passa à Berlin, C. TROLL fit une expédition en Afrique pour y étudier la végétation des hautes montagnes, de la mer rouge par l'Éthiopie jusqu'au Cap de Bonne-Espérance (1933-1934); en 1937, il revint seul survivant des participants de l'expédition allemande à l'Himalaya, les 16 autres ayant péri dans une avalanche de glace. Les résultats

1. Le texte original a été traduit par H. HEINE, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris

scientifiques de cette mission à l'Himalaya ont été incorporés dans la carte de la végétation du Nanga Parbat.

Carl TROLL s'est particulièrement intéressé à l'étude de la végétation de haute montagne sous les tropiques dans les différents continents, et aux problèmes de structure géomorphologique en trois dimensions. Sa carte des climats saisonniers du monde (publiée avec K. H. PAFFEN) propose une nouvelle classification des climats; elle est le résultat de nombreuses missions au cours desquelles les rapports entre climat et tapis végétal ont été étudiés et montre que les événements hydrologiques, biologiques et économiques sont dominés par le cycle annuel du climat. L'écologie des hautes montagnes et l'étude des formes de la vie végétale (à partir des travaux classiques d'Alexandre DE HUMBOLDT) firent l'objet de certaines autres de ses recherches. Ces dernières années, Carl TROLL s'est consacré de nouveau aux problèmes de géomorphologie glaciale.

Ses publications, de réputation mondiale, se chiffrent largement à plus de 300. Il a collaboré très activement avec de nombreuses organisations internationales (U.N.E.S.C.O., I.G.U., I.U.C.N.R., etc.) et fut nommé Président de l'International Geographic Union (I.G.U.) de 1960 à 1964. En 1968, Carl TROLL fonda au sein de l'I.G.U., la commission d'écologie des hautes altitudes (High Altitude Ecology). Son œuvre scientifique lui valut de très nombreuses distinctions honorifiques internationales : il a été Doctor honoris causa des Universités de Louvain et de Vienne, membre de 15 académies scientifiques dans 11 pays, et il a reçu 16 médailles pour ses mérites scientifiques.

Carl TROLL n'était pas seulement un scientifique de grande renommée, mais encore un éminent professeur d'Université qui a suscité et patronné un grand nombre de thèses sur les sujets les plus divers. Sur le plan humain, Carl TROLL était une personnalité supérieure; il faisait preuve d'une forte, mais souple énergie et d'une puissance de travail remarquable; se ménageant peu, il avait l'habitude de travailler du matin au soir et souvent très tard dans la nuit. Par sa gentillesse et son charme, il savait toujours enchanter son entourage et l'enthousiasmer par ses idées scientifiques.

Un grand savant et un grand homme nous a quittés en la personne de Carl TROLL, et sa disparition laisse un vide difficile à combler dans la science géographique du monde entier.

Institut de Systématique
Botanique et de Phytogéographie,
Université de HEIDELBERG.

Source : MNHN, Paris

ADANSONIA, ser. 2, **15** (4) : 575, 1976.

INFORMATIONS

PRIX DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

Le prix **Auguste Chevalier** (1975) a été décerné à M. **Ph. Guinet**, directeur-adjoint du Laboratoire de Palynologie de l'École pratique des Hautes Études, pour ses travaux sur les pollens d'Asie tropicale.

***

FLORE DU CAMEROUN

Vol. **19** : **J.-F. Villiers** : Célastracées, Aquifoliacées, Salvadoracées, Pandacées, Avicenniacées, Bixacées, Cannabacées, Bombacacées, **104** p., 25 pl. (1975) — 42 F.

FLORE DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE ET DÉPENDANCES

Vol. **6** : **R. Virot** : Epacridacées, 160 p., 27 pl., 20 cartes (1975) — 64 F.
Vol. **7** : **H. Heine** : Acanthacées, Bignoniacées, Boraginacées, Solanacées, 200 p., 47 pl. (1976).

FLORE DU CAMBODGE, DU LAOS ET DU VIETNAM

Vol. **15** : **M. Keraudren-Aymonin** : Cucurbitacées, 123 p., 17 pl. (1975) — 60 F.

FLORE DE MADAGASCAR ET DES COMORES

Fam. **169** : **Markgraf** : Apocynacées (sous presse).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 9 Avril 1976
SUR LES PRESSES DE FD EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61002 ALENÇON

Dépôt légal : 1er trimestre 1976 - 80.665

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

urce : MNHN, Paris